

**В. В. ЯХОНТОВ**

# **ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ**

---

В. В. ЯХОНТОВ

# ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ

*Допущено  
Министерством высшего и среднего  
специального образования СССР  
в качестве учебного пособия  
для студентов государственных  
университетов*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫСШАЯ ШКОЛА»  
МОСКВА — 1964

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящем учебном пособии мы попытались систематизировать и обобщить основные накопленные к настоящему времени познания в области экологии насекомых в надежде, что это облегчит студентам усвоение соответствующего курса.

До изложения специальных материалов по взаимосвязям насекомых со средой в общей части пособия, которой посвящены пять глав, изложены некоторые общие понятия и установочные положения в области экологии насекомых, хотя это требовало иногда дальнейшего развития высказанных ранее мыслей в специальных главах книги.

Большое внимание обращено на иллюстрацию обобщений конкретными примерами из многочисленных экологических исследований и наблюдений по насекомым. Длительный опыт преподавательской работы в вузах показывает, что такой путь изложения материалов облегчает студентам усвоение курса в целом и способствует развитию у них инициативы для даль-

нейшей самостоятельной работы. Примеры эти нередко направлены также на конкретизацию путей использования теоретических познаний по экологии насекомых для потребностей народного хозяйства и здравоохранения.

Автор

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

---

### Глава I

#### ПРЕДМЕТ И МЕТОД ЭКОЛОГИИ

*Содержание и задачи экологии. Связь экологии с другими биологическими дисциплинами и ее методы. Значение экологии насекомых для сельского и лесного хозяйства, ветеринарии и здравоохранения.*

Термин «экология» происходит от двух греческих слов: «ойкос» — жилище, или убежище, и «логос» — наука. Этот термин был введен в науку в 1869 г. Эрнстом Геккелем, который вкладывал в него такое содержание: «Отношение животного к окружающей его органической и неорганической среде, в частности его дружественные или враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт».

Идеи, выраженные в настоящем понятии, высказывались уже задолго до Геккеля. Еще в древности Аристотель в «Истории животных» разделял последних на водных и сухопутных, подчеркивая тем их связь с окружающей средой. В связи со средой существования писали о животных в XVII, XVIII и первой половине XIX столетия многие авторы (Бойль, Реомюр, Бюффон, Ламарк, Паллас, Трамбле и др.). Бюффон (1749) подчеркивал влияние климата и места обитания на морфологические признаки животных. По отношению к насекомым (особенно к тлям) работы Реомюра (1734) носили в значительной мере экологический характер.

Экологической точки зрения придерживался Этьен Жоффруа Сент Илер (1861), говоря о «взаимоотноше-



ниях организмов внутри семейства и группы, в скоплениях, в сообществе». В русской литературе отчетливые экологические понятия были выражены за 20—25 лет до Геккеля, начиная с 1845 и особенно с 1852 г., Рулье, который ясно видел влияние на строение и поведение животных не только климатических условий, но и обитающих совместно с любым видом других живых организмов. Рулье внес существенные поправки и в учение Сент Илера о наследственности и отверг механистические представления Ламарка. Вслед за Рулье экологические представления стал развивать его бывший ученик академик Н. А. Северцов. Баррингтон Мур (1920) говорит, что «экология нова по названию, но не на деле».

До Геккеля, однако, экология как самостоятельная дисциплина еще не была оформлена.

Определение содержания экологии, данное Геккелем, подвергалось позднее уточнению, хотя основная сущность его, имеющая в своей основе диалектическое единство организма и окружающей среды, остается без изменения. В деталях понимание задач экологии все же не вполне одинаково у различных авторов. Так, например, Пирс (1926) подчеркивает изучение приспособлений и реакций как отдельных организмов, так и их групп к окружающей природе. Ричард Хессе (1927) понимает задачи экологии несколько уже: она должна изучать реакции животных на местообитание.

Шелфорд (1929) считает, что экология «...изучает организмы в сообществах, больших и малых, которые развиваются, растут, занимают новые территории, конкурируют и умирают», при этом предполагается сообщество видов. В настоящее время, однако, признано, что экология может и должна иметь дело не только с сообществами видов, но и с группировками особей одного вида и даже иногда с отдельными особями. Взаимоотношение комплексов видов с внешней средой обозначают термином синэкология, или биоценология. Раздел экологии, занимающийся взаимоотношениями отдельных видов с внешней средой, принято обозначать термином аутоэкология.

Кашкаров (1929) содержание экологии определял как изучение приспособлений морфологических, физиологических и приспособлений поведения вида или

комплекса видов к условиям мест обитания. Как основной объект экологии — приспособление организмов к внешней среде — называли также Тинеман (1927), Чулок (1910), Иогансен (1959) и другие авторы.

Эндрюарса (1961) основными задачами экологии животных считает изучение их распространения и численности, подчеркивая, что для этого необходимо учитывать влияние среды их обитания, причем средой для животного он предлагает считать только то, «что влияет на выживаемость и размножение».

Гиляров (1954), Никольский (1955), Наумов (1955), Шварц (1960) обращают внимание на то, что и все другие биологические дисциплины, также должны иметь и имеют в своей основе учение о единстве организма и среды, а потому определение Геккеля и общепринятое представление о содержании науки экологии не является правильным. Н. П. Наумов определяет экологию животных как «раздел зоологии, изучающий образ жизни животных в связи с условиями существования, а также значение последних для размножения, выживания, численности и распределения животных»; ударение здесь делается на образ жизни.

Очевидно все же, что и эта трактовка не противоречит общепринятому к настоящему времени общему понятию об экологии как науке, изучающей животных в их взаимосвязях с окружающей их средой. Энгельс говорил: «Вся доступная нам природа образует некую систему, некую совокупную связь тел, причем мы понимаем здесь под словом тело все материальные реальности...»<sup>1</sup>.

Только в некоторых зарубежных работах вейсманистского направления, в противовес понятию о единстве организма и среды, выдвигается принцип независимости наследственных свойств животных от среды их существования и понятие об экологии по существу сводится к признанию разнохарактерного, подвижного во времени, метафизического равновесия численности организмов и так называемого их сопротивления давлению внешней среды в разных условиях существования. Задачами экологии насекомых (как и других жи-

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1952, стр. 45.

вотных) является познание формирования их морфологических и физиологических особенностей и особенностей образа жизни в зависимости от условий среды, изучение влияния среды на численность особей данного вида, на характер распределения их по территории и на формирование сообществ организмов, населяющих ту или иную территорию.

Экология находится в тесной связи со многими другими науками, поскольку она синтезирует данные, полученные физиологами, биохимиками, генетиками, систематиками, анатомами, гистологами, морфологами, биогеографами, климатологами, почвоведом, гидробиологами.

Естественно, что в экспериментальной работе экологу нередко приходится прибегать к приемам и методам этих дисциплин, хотя цель эксперимента и иная. Так, например, в сельскохозяйственной энтомологии и ряде других областей науки экологическое изучение нередко требует анатомирования насекомых для определения степени их зараженности паразитами. Для этого часто применяют лабораторное воспитание насекомых, собранных в полях, садах или в свободной природе, что особенно важно в тех случаях, когда определить видовую принадлежность паразита возможно только по имагинальной фазе. Анатомическое и морфологическое изучение насекомых важно и для выявления приспособительных признаков вида, выработавшихся под влиянием условий жизни. Физиологические исследования, изучение функциональных особенностей отдельных органов, например половой или дыхательной системы, часто необходимы экологу для установления характера влияния определенных условий среды на организм и т. д.

Во всех случаях, однако, в центре внимания эколога остается приспособление организмов и их комплексов к среде и влияние их на среду обитания, их взаимосвязи.

В отличие от смежных биологических дисциплин — физиологии, биохимии, морфологии, систематики и других, экологические исследования не должны быть ограничены лабораторией. Как подчеркивает С. С. Шварц (1960), «для эколога представляют ценность только такие наблюдения, которые правильно отражают особенности

животных в их естественной обстановке». Основные экологические исследования осуществляются непосредственно в природной обстановке — в степях, лесах, пустынях, в полях, садах, огородах и т. д. Лабораторные работы остаются все же нередко необходимыми для эколога в связи с большой трудностью определить влияние отдельных факторов среды в условиях природы, где обычно не удастся дозировать тот или иной фактор (градации температуры и влажности, содержание газовых компонентов воздуха, состав пищи у многих видов и т. д.). Энгельс писал: «Чтобы понять отдельные явления, мы должны вырвать их из всеобщей связи и рассматривать их изолированно, а в таком случае сменяющиеся движения выступают перед нами — одно как причина, другое как действие»<sup>1</sup>. Данные лабораторных работ требуют в экологии тесной увязки с наблюдениями в природе.

Одним из основных методов изучения взаимоотношений среды и организмов являются в экологии количественные учеты организмов, при этом колебания численности организмов и особенности их распределения по территории объясняются в зависимости от условий их существования и отдельных элементов среды (пища, свет, температура, влажность, характер почвы и т. д.).

Различают учеты абсолютной и относительной численности. При учете абсолютной численности определяется среднее число всех особей одного или разных видов на единицу площади или объема и затем полученные данные могут быть экстраполированы на исследуемую площадь. При учете относительной численности познается приближенное соотношение численностей особей различных видов или одного вида на одной и той же территории в разное время или на разных, отличающихся какими-либо условиями, территориях в одно и то же время.

Образ жизни различных насекомых чрезвычайно разнообразен, поэтому и способы учета их численности как абсолютной, так и относительной могут быть очень различными. Об основных способах энтомологического

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1952, стр. 184.

учета имеется специальная литература (см. «Прогноз появлений и учет вредителей», 1958 и др.). Одними из наиболее широко применяемых способов количественного учета насекомых в настоящее время являются «кошение» стандартным энтомологическим сачком (уловы при определенном числе взмахов сачка или при кошении за определенное число минут); подсчет числа насекомых на «учетных» площадках определенного размера, расположенных на исследуемой площади в шахматном порядке или на определенных расстояниях друг от друга по диагонали ее; подсчет насекомых на том или ином числе «учетных» растений или их групп, находящихся на определенных расстояниях друг от друга или расположенных в характерных местах изучаемой площади; непосредственный осмотр почвенных проб того или иного объема, взятых на исследуемой площади в шахматном или ином порядке и рассыпанных тонким слоем, или флотация этих проб; подсчет насекомых, выловленных за определенный промежуток времени световыми ловушками, термоэлектрорамами, пищевыми приманками или на клеевые щиты. В последнее время стал применяться в энтомологии метод меченых атомов, который позволяет точно увязать подсчеты с передвижениями насекомых.

При подсчете насекомых на учетных площадках и учетных растениях рекомендуется использовать приборы биоценометры, устройство которых может быть весьма различно. Эти приборы (типа ящиков) накрывают учетные площадки или учетные растения, чтобы предотвратить расползание или отлет насекомых в период учета.

Нередко могут быть использованы статистические данные производственных организаций, например, данные о размерах обработанных в различные годы площадей против вредителей сельского и лесного хозяйства в связи с метеорологическими и иными особенностями отдельных лет.

В природных и лабораторных условиях часто необходимы прямые наблюдения для определения причин колебания численности организмов, их плодовитости, смертности, миграций, сроков появления различных стадий развития в отдельные годы. В последнем случае часто прибегают к фенологическим методам — наблю-

дениям за сезонными явлениями в природе. Появление отдельных стадий развития того или иного вида насекомых происходит в данном районе в определенное время года, но сроки их появления, даже в одном и том же месте, не всегда бывают одинаковыми в различные годы — они зависят главным образом от метеорологических условий. Накопление результатов фенологических наблюдений дает возможность заранее установить время наступления массового размножения вида. Многие явления природы, как, например, зацветание тех или иных деревьев, время весеннего прилета перелетных птиц, пробуждение от зимней спячки лягушек и т. д., хорошо заметны; фенологические наблюдения дают возможность установить совпадение в сроках наступления этих явлений с появлением той или иной фазы развития насекомых, иногда трудно учитываемого прямыми наблюдениями из-за его скрытого образа жизни. Установление совпадения этих сроков позволяет вскрыть и неясные ранее связи между биологическими явлениями.

Большое значение в экологии имеет эколого-географический метод. При этом особенности жизни группировок особей одного вида, видов и их комплексов изучаются в разных географических пунктах, отличающихся по климату, почвам, растительности или по другим условиям среды, в разнохарактерных местах обитания. Это позволяет выявлять особенности взаимоотношений насекомых со средой при различных комбинациях факторов среды и оценивать относительную роль отдельных факторов.

В тех же целях нередко производится изучение насекомых в одном и том же месте, но в различные сезоны или в различные годы, отличающиеся по метеорологическим и иным условиям (рис. 1).

Массовые размножения какого-либо вида насекомых нередко называют его градациями (от латинского слова *gradatio* — усиление), а раздел экологии, изучающий причину градаций, — градологией. На рис. 1 дано сравнение градаций одного и того же вида в разных местностях или в разное время, а также двух видов, причем указаны как интерциклические градации, т. е. рост численности в течение одной и той же генерации насекомого, так и трансцикличес-

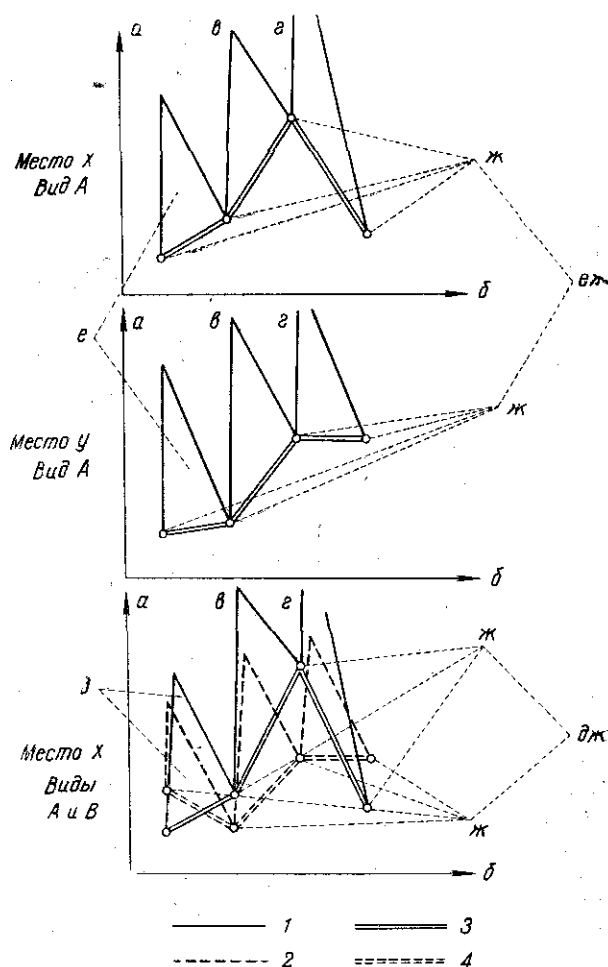


Рис. 1. Схема пяти основных форм градологических сравнений (по Швенке):

1 — интерциклическая градация вида А, 2 — интерциклическая градация вида В, 3 — транциклическая градация вида А, 4 — транциклическая градация вида В, б — сравнение разных видов, е — сравнение одного вида в разные времена, ж — сравнение одного вида в разное время, а — численность особей, б — время в генерациях, дж — сравнение видов и времени, еж — сравнение места и времени, в — подъем численности, г — падение численности

ские градации — численные изменения в последовательных генерациях. Эти методы применяются при установлении причин массовых размножений насекомых, для их типизации и для установления особенностей влияния среды на разные виды.

Если, кроме более или менее специфических методов, экология использует и методы, свойственные смежным биологическим наукам, то многие другие дисциплины прибегают и к методам экологии. Так, например, палеонтология на современном ее этапе не только стремится установить видовую принадлежность вымерших животных, но и охарактеризовать обстановку, в которой они жили; при этом приходится устанавливать так называемые эформанические признаки, т. е. особенности строения, являющиеся ответом на условия обитания.

Зоогеографы и фаунисты изучают видовой состав животных на той или иной территории, а также пути и время распространения отдельных видов на новую территорию.

Для объяснения же причин миграций и причин ограничения в распространении животных они контактируют с экологией. Экологические принципы являются даже основой работ большинства современных зоогеографов. Признание роли экологии для зоогеографии отчетливо подчеркивается уже с 20-х годов настоящего столетия (в частности, в работах Даля, 1923, и Гессе, 1924).

За последнее время многие систематики животных, и в первую очередь систематики насекомых, приходят к убеждению, что вид и некоторые другие таксономические единицы должны характеризоваться не только морфологическими, но и экологическими признаками. Подводя итоги работ по систематике насекомых в СССР за 40 лет, А. А. Штакельберг (1957) подчеркивает, что современная эволюционная систематика не мыслится без знания экологии.

Различные биологические дисциплины, в том числе и экология, лишь тогда обеспечивают наибольший успех, когда они находятся в контакте и дополняют друг друга.

Расцвет исследований по экологии насекомых связан в значительной мере с потребностями сельского

хозяйства, лесоводства, медицины и ветеринарии, так как без экологических исследований, без изучения образа жизни насекомых — вредителей культурных растений, лесов и пастбищ и насекомых — переносчиков возбудителей заболеваний людей и животных невозможна рациональная борьба с ними.

Только знание образа жизни таких насекомых в различных условиях среды создает возможность профилактических мероприятий, препятствующих их массовому размножению. При определении очень многих чисто агрономических и лесокультурных мероприятий, таких, как сроки и методы вспашки, севообороты, поливы, подбор более устойчивых сортов, сроки рубки и посадки деревьев и другие, очень важное значение имеют экологические особенности вредных видов насекомых. Есть такие вредители сельского хозяйства, которые могут быть искоренены почти полностью рациональными приемами агротехники и которые с полным



Рис. 2. Почвенная колыбелька куколки хлопковой совки и ход от нее к поверхности почвы (ориг.)

правом могли бы быть названы пережитками отсталого земледелия. Так, например, хлопковая совка (*Chloridea obsoleta* F.) — первоначальный вредитель хлопчатника, кукурузы, помидоров, некоторых бобовых и других сельскохозяйственных культур зимует в фазе куколки в почве на том же участке поля или огорода, где осенью питались ее гусеницы. Перед окукливанием гусеницы устраивают норку (канал) от куколичной колыбельки к поверхности почвы, через которую весной выбираются отродившиеся из куколок бабочки (рис. 2). Зяблевая вспашка

разрушает норки, и вредитель погибает даже в том случае, если куколка при вспашке не будет раздавлена, так как бабочка без норки не может выбраться на поверхность.

Ранние посевы ячменя и пшеницы всегда меньше страдают от шведской мухи (*Oscinosoma frit* L.), чем запоздалые, потому что при позднем севе всходы совпадают с массовым летом вредителя, ранние же всходы успевают к этому времени окрепнуть и легче сопротивляются нападению вредителя.

Знание связей вредных насекомых с сорняками, с которых они затем переходят на посевы и посадки, позволяет применять борьбу с сорняками как профилактическое мероприятие в борьбе с такими вредителями.

Установление зимовки капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.) на остатках капусты (кочерыжки с нижними листьями) позволяет рекомендовать осеннюю уборку этих остатков с полей.

Вредители сельскохозяйственных продуктов, хранящихся в амбарах и складах, в массе размножаются лишь при достаточной для них влажности; поэтому рациональное строительство амбаров и складов, их вентиляция рекомендованы как профилактическое мероприятие, предохраняющее запасы от сельскохозяйственных вредителей. Можно согласиться с Б. В. Добровольским (1962), что экология является научной основой сельскохозяйственной энтомологии, особенно в отношении разработки и применения практических мероприятий.

Знание мест выплода комаров рода *Anopheles* — переносчиков малярии, их связь с водоемами определенного типа позволило путем мелиоративных и иных мероприятий почти полностью ликвидировать это заболевание во многих районах СССР; изучение связей синантропных мух, и в первую очередь домашней мухи, (*Musca domestica* L.) с фекалиями, навозом животных и пищевыми отбросами домашнего хозяйства указало рациональные пути резкого снижения численности мух и тем самым снижения возможностей переноса ими возбудителей некоторых кишечных заболеваний и особенно брюшного тифа. Эпидемии чумы, переносимой блохами, теперь ликвидированы во многих странах, поскольку было выявлено, что эти блохи разносятся грызунами и потому усилия были направлены на своевременное истребление грызунов.

Изучение образа жизни, связей со средой у слепней

(*Tabanidae*), оводов (*Hypodermatidae*, *Gastrophilidae* и *Oestridae*) показало пути к их истреблению и тем самым к повышению количества и качества продуктов животноводства (молока, шкур) и поднятию работоспособности рабочего скота.

Экология помогает определить не только способы, но и наилучшие сроки и места применения тех или иных мероприятий по борьбе с вредными насекомыми. Без знания экологии вредителей и их паразитов, хищников и возбудителей заболеваний не могут быть применены так называемые биологические методы борьбы с вредителями — использование антагонистических организмов.

Градологическое изучение вредных и полезных насекомых позволяет прогнозировать массовое размножение или депрессию численности вредителей, а следовательно, своевременно организовать необходимые мероприятия для их подавления или избежать напрасной затраты труда, денежных средств и материалов в тех случаях, когда прогнозы показывают, что вредные насекомые в предстоящее время не могут размножиться во вредоносном количестве.

Знание связей насекомых-опылителей с растениями позволяет определить наиболее выгодные места и способы размещения опылительных и медохозяйственных пасек и подобрать для посевов наиболее подходящие к различным условиям медоносы и тем самым рационализировать пчеловодство и повысить урожайность энтомофильных растений.

Экологическое изучение условий зимовки горного клопа (*Dolycoris penicillatus* Horv.), хотя и произведенное лишь на небольшой территории в горах Каржантау, позволило проф. В. И. Плотникову назвать это насекомое «предсказателем глубины снежного покрова в горах», высказав предположение о возможности осеннего прогноза водного режима рек, питающихся горными снегами, на лето следующего года. Для орошаемого земледелия это может иметь немаловажное значение.

Наконец, знание экологии вредных и полезных насекомых позволяет точнее планировать некоторые организационно-хозяйственные мероприятия крупного государственного масштаба, такие, как правильное

пастбищное хозяйство, полезащитные насаждения (причем можно подобрать наиболее подходящие для той или иной местности древесные породы), мелиоративные мероприятия, способы сева (например, в условиях Средней Азии при квадратно-гнездовом севе хлопчатника создаются на полях неблагоприятные для основных вредителей микроклиматические условия, а борьба с ними облегчается), распашка и освоение под посевы целинных земель и т. д.



## Глава 2

### ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ АУТЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ

*Различные категории действия среды и ответные реакции насекомых. Географические и экологические популяции. Экологический стандарт и экологическая пластичность видов и жизнеспособность популяций. Комплексность влияния факторов среды. Факторы ведущие и второстепенные.*

Средой для насекомых (как и для любых организмов вообще) являются все неорганические и органические тела и климат тех мест, в которых они обитают.

Так как на отдельных участках любой сколько-нибудь значительной территории климатические условия не вполне идентичны (например, на кочках болота и между ними, на лесных полянах и в густых лесах, в норах и пещерах и т. д.), а места обитания тех или иных насекомых могут быть приурочены к определенным из этих участков, в экологии применяется по отношению к ним термин *микроклимат*.

Все разнообразные элементы среды принято разделять на биотические и абиотические. Биотическую среду составляет живое окружение — комплекс растений и животных; абиотической средой являются метеорологические и почвенные условия, последние обычно называются *эдафическими*.

Особняком стоят так называемые антропогенные, или антропические факторы — деятельность человека.

Одним из основных свойств живого белка, одной из простейших функций жизни<sup>1</sup> является раздражимость,

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Анти-Дюринг. Госполитиздат, М., 1948, стр. 78, 322.

обуславливающая приспособительные к среде реакции даже со стороны наиболее примитивных организмов. В процессе эволюции животных из простейшей раздражимости возникла возбудимость, связанная с дифференциацией тканей и особенно свойственная нервной ткани. Приспособленность животного ко всему комплексу внешних условий обеспечивается, как вскрыто гениальным русским ученым академиком И. П. Павловым, нервной системой, нервной деятельностью животного; приспособленность эта выражается в особенностях метаболизма и рефлекторном регулировании поведения.

Как доказано И. П. Павловым (1923), «нервное обеспечение уравнивания (со средой обитания), а следовательно, и целостности отдельного организма, как и его вида, составляют безусловные рефлексы», т. е. определенные ответы организма на внешние раздражения.

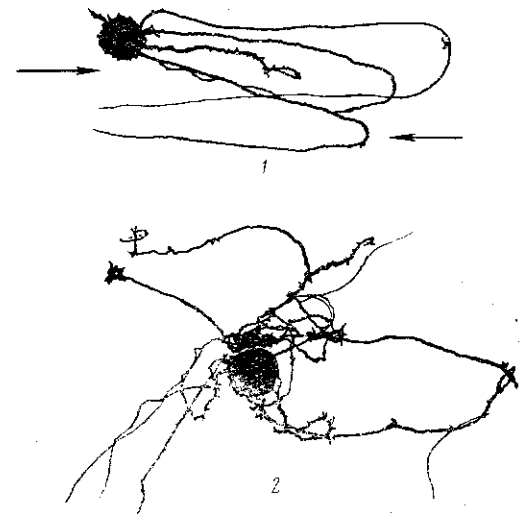


Рис. 3. Движение личинок мухи *Lucilia caesar* L. под влиянием яркого света и в темноте (личинки перемещаются из капли чернил) (по Пуше):

1 — под влиянием яркого света (отрицательный фототаксис), 2 — в темноте. Стрелки указывают направление световых лучей

Простые рефлекторные ответы насекомых на односторонние раздражения принято называть таксисами. Многие насекомые, например, летят на свет, воспринимаемый органами зрения, движение насекомых по направлению к источнику света — ответ на это раздражение. Но не все насекомые одинаково отвечают на световое раздражение. Тараканы (Blattodea), например, прячутся от света, и в этом случае также имеется ответ на световое раздражение, только прямо противоположный. В первом случае таксис называется положительным, во втором — отрицательным. Реакция насекомых на световое раздражение называется фототаксисом (рис. 3).

Когда раздражителем является тепло или холод, реакция на них называется термотаксисом (рис. 4), если влага — гидротаксисом. Реакция

насекомых на химические раздражители называется хемотаксисом, на движение воздуха (ветер) — анемотаксисом и т. д. Каждый таксис может быть положительным или отрицательным. Положительный или отрицательный знак таксиса обычно зависит от силы внешнего раздражения. Муравей *Leptothorax nylanderi* Foer положительно гидротаксичен до 85% относительной влажности воздуха, при более высокой влажности его гидротаксис становится отрицательным. Люцерновый долгоносик (*Phytonomus variabilis* Hbst.) положительно термотактичен до 25° С, при более высокой температуре он отрицательно термотактичен. Мароккская саранча

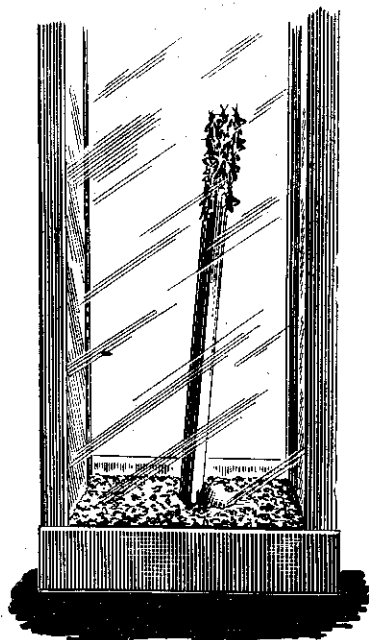


Рис. 4. Личинки саранчи, уходящие от чрезмерно нагреваемого дна садка (отрицательный термотаксис) (ориг.)

(*Doclostaurus maroccanus* Thnb.) положительно термотактична до 41° С, азиатская саранча (*Locusta migratoria* L.) — до 50° С.

Таксисы иногда используют в борьбе с вредными насекомыми. Например, используется отрицательный хемотаксис платяной моли (*Tineola biselliella* Hümm.) для защиты мехов, шерстяных тканей, ковров путем пересыпания их нафталином или используется положительный фототаксис путем лова различных вредных насекомых на свет лампы для определения наилучших сроков борьбы с ними и т. д.

Таксисы объясняют нам многие явления в жизни насекомых. Капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.), например, откладывает яйца исключительно на крестоцветные растения потому, что ею руководит в данном случае хемотаксис — раздражение воспринимается через органы обоняния. Хлопковая совка (*Chloridea obsoleta* F.) заселяет хлопковые посевы только со времени бутонизации, так как железистые волоски на листьях и стеблях хлопчатника, выделяющие щавелевую и муравьиную кислоты, до этого времени не функционируют, здесь решающее значение имеет также хемотаксис.

Более сложные проявления жизнедеятельности насекомых объясняются цепью рефлекторных действий, следующих в определенной последовательности одно за другим, причем порядок действий закреплен наследственностью. Такая рефлекторная цепь поступков называется инстинктом.

У высших животных жизнедеятельность, кроме безусловных рефлексов, регулируется временными связями с внешней средой — условными рефлексами.

Нервная система насекомых несравненно примитивнее, чем у высших животных, но у некоторых насекомых наличие условных рефлексов также доказано (Фриш, 1914 и более поздние работы, а в дальнейшем также и школой академика Павлова). Известная последовательная цепь рефлекторных поступков может вызываться у них, следовательно, и условными рефлексами; поэтому выпадение какого-нибудь звена из цепи раздражений во многих случаях не будет обязательно

препятствовать проявлению нормальной жизнедеятельности.

В инстинктивном поведении насекомых проявляется сочетание закрепленной наследственностью цепи ответных рефлексов на внешние раздражения и индивидуально приобретенных условно-рефлекторных импульсов. При врожденности инстинктов они эволюционируют вместе с общей эволюцией насекомых.

Все виды насекомых приспособляются к обычным условиям их жизни, инстинкт полностью обуславливает их целесообразные действия лишь в естественной обстановке, в которой он выработался путем естественного отбора в длинном ряде поколений. Путем эксперимента легко поставить большинство насекомых в такие условия, когда их инстинктивные действия уже нецелесообразны.

Классическим примером может служить опыт Фабра (1879) с роющей осы — лангедокским сфексом (*Sphex occitanicus* Lep.). Основная цепь рефлексов, составляющая инстинкт самок этого насекомого в период половой зрелости, состоит из следующих последовательных звеньев. Сфекс отыскивает самку кузнечика определенного вида, парализует его укусом жала в грудной нервный узел, затем отыскивает поблизости подходящее место для рытья норки, вырывает ее, втаскивает кузнечика за усики в норку и откладывает на него яйцо; вход в норку замуровывает. Личинка, которая выйдет из яйца, будет питаться парализованным кузнечиком.

В тех случаях, когда Фабр отстранял сфекса, начавшего запечатывать норку, и убирал из нее кузнечика с отложенным на него яйцом, сфекс снова входил в норку, подправлял ее и затем по-прежнему аккуратно замуровывал вход. Если норка вырыта, кузнечик втаскен, яйцо отложено, то норка должна быть закрыта, и лишним по сравнению с обычной обстановкой был лишь дополнительный осмотр норы. Фабр говорил про поведение осы, как о «мудрости» и «невежестве» инстинкта.

Особь каждого вида насекомых, обитающие на том или ином участке территории, находятся не только под воздействием внешних для вида условий среды, но и связаны между собой исторически сложившимися

внутривидовыми связями, они представляют собой не простую сумму изолированных индивидов, а естественное единство, играющее активную роль во взаимодействии со средой.

Весь комплекс особей вида животных (в том числе и насекомых), населяющих тот или иной ограниченный участок территории, называют популяцией. Впервые этот термин был введен в биологическую науку в 1903 г. датским генетиком Йогансеном, однако последний давал ему иное истолкование. Не признавая влияния внешней среды на формирование новых признаков организмов, Йогансен ввел термин «популяция» как противоположность другому предложенному им термину «чистая линия». Если чистая линия является совокупностью особей, совершенно однородных по наследственным признакам, то популяция, в его понимании, — это группа генетически разнохарактерных особей.

Подобного идеалистического истолкования сущности популяции и сейчас еще придерживаются некоторые зарубежные биологи. Согласно такой концепции каждая из особей популяции обособленно реагирует на изменения условий среды и популяция является простым арифметическим понятием. В советской экологии общепринято противоположное представление о популяции как о конкретной форме существования вида.

Различают географические и экологические популяции. В первом случае это совокупность особей вида, встречающихся в тех или иных географических границах, тогда как экологические популяции ограничены пределами участков с однородными условиями среды. Географические популяции могут, следовательно, распадаться в пространстве на экологические популяции.

Приспособленность популяций к внешней среде относительна, изменяющиеся внешние условия (например, необычные для данной местности холодные зимы) могут вызвать массовую гибель большого количества особей популяции. Колебание условий среды обитания насекомых может или тормозить их размножение и развитие, увеличивать их смертность, или снижать плодовитость, что ведет к уменьшению численности особей.

того или иного вида, или, наоборот, создает благоприятные условия для процветания вида и может обусловить его массовое размножение.

Жизнедеятельность насекомых, как и других организмов, их питание, выделение ими продуктов метаболизма неизбежно меняет среду их обитания, хотя это до некоторой степени устраняется жизнедеятельностью комплекса обитающих в том же месте организмов других видов. Все же массовое развитие того или иного вида благодаря его жизнедеятельности ухудшает условия для его жизни и численность его уже в силу одних этих причин не может длительное время удержаться на одном уровне. Единство среды и организма, как видим, является противоречивым диалектическим единством.

Среднее число особей вида, встречающихся на единице площади (например, на 1 или 10 м<sup>2</sup> или гектаре), называют густотой населения данного вида на территории. В энтомологии, особенно если идет речь об экологических популяциях, для этого широко применяется также термин «плотность популяции».

Пределы приспособляемости насекомых к условиям внешней среды у разных видов далеко не одинаковы. Одни насекомые могут существовать при больших температурных колебаниях, в условиях высокой влажности и большой сухости, при отсутствии основной излюбленной пищи могут питаться другой пищей или без особого выбора довольствуются различной пищей. Другие насекомые более требовательны к температурному режиму, влажности, инсоляции, могут питаться лишь определенной пищей (монофаги) и т. д.

Потребность вида в тех или иных условиях окружающей среды называется его экологическим стандартом, им определяется распределение видов по определенным участкам территории и отчасти их географическое распространение. Степень приспособляемости насекомого к колебаниям отдельных элементов окружающей среды называют экологической пластичностью или экологической валентностью вида. Виды, обладающие высокой экологической пластичностью, называют эврибионтами; виды, требовательные к определенным условиям обитания, — стенобионтами. Большую экологи-

ческую пластичность по отношению к отдельным факторам внешней среды обозначают соответствующим термином с прибавлением в начале слова частицы эври, малую пластичность — с прибавлением в начале слова частицы стено (по-гречески — широкий и узкий). По отношению к температуре, например, виды насекомых могут быть эвритермными или стенотермными; мало требовательные к условиям освещения виды называются эврифотобионтами, другие виды, наоборот, являются стенофотобионтами; по отношению к условиям влажности различают эвригигробионтов и стеногигробионтов и т. д.

От экологической пластичности вида в целом следует отличать жизненность отдельных популяций. Особи одного и того же вида в разных популяциях могут обладать более или менее значительно отличающейся степенью приспособляемости к условиям существования, поскольку эта приспособляемость определяется не только общей наследственностью вида, но и влиянием внешней среды ассимилированным организмом (в силу его единства со средой). Например, при скрещивании насекомых, хотя и принадлежащих не только к одному виду, но даже к одной и той же разновидности, но взятых из разных условий внешней среды, наблюдается явление гетерозиса. Это явление заключается в повышении жизненности — приспособляемости к условиям среды (жизненности может проявляться в самых различных направлениях: росте плодовитости, более высокой устойчивости к заболеваниям, в большей подвижности, дающей дополнительные шансы избежать нападения хищников или напасть на свою жертву, большей холодостойкости и т. д.).

Наоборот, близкородственные скрещивания ведут к падению жизненности организмов. В качестве примера можно указать, что в проведенных автором опытах скрещивания жуков семиточечной коровки (*Coccinella septempunctata* L.), собранных с мест зимовок в Средней Азии (в окрестностях г. Ташкента), Азербайджане (в окрестностях г. Баку), Казахстане (в окрестностях г. Алма-Аты) и в Среднем Поволжье (в окрестностях г. Безенчука), и скрещивания жуков стеторусов (*Stethorus punctillum* Wse.), являющихся главнейшими

истребителями паутинного клеща на хлопчатнике, взятых из резко отличающихся по климатическим условиям окрестностей г. Ташкента и г. Бухары в Узбекистане и окрестностей г. Алма-Аты в Казахстане, повели к резкому росту плодовитости и прожорливости жуков во всех вариантах опыта. Плодовитость жуков семиточечной тлевой коровки перезимовавшего поколения повысилась после скрещиваний на 21,6—136%, а жуков следующего поколения — на 33,4—118% по сравнению с наиболее плодовитыми «негибридными» линиями. У стеторусов плодовитость жуков перезимовавшего поколения возросла после скрещиваний на 10—43%, а следующего (летнего) поколения — на 50,3—65,6%. Прожорливость жуков семиточечной коровки после скрещиваний увеличилась на 7,6—47,3%. Количество паутинных клещей, уничтожаемых стеторусами, в результате скрещиваний увеличилось на 2,2—21,8% (1958).

Подобное же повышение жизненности насекомых в ряде случаев доказано и при смене условий существования. Так, например, в опытах Е. С. Смирнова (1950) пересадка на вику тлей вида *Neomyzus circumflexus* Buckt., кормившихся на горохе, вызывала рост плодовитости в первом после пересадки поколении на 19—21,5% и во втором поколении — на 36—96%. Работникам по карантину растений хорошо известны многочисленные случаи, когда при проникновении нового вредителя из других мест у него наблюдается в первые годы повышенная жизненность. Примерами могут служить хотя бы быстрые вспышки массового размножения кровяной яблоневой тли (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) после проникновения ее в Крым из Франции в 1860 г. или червца Комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), занесенного в Узбекистан в 1939 г.

Жизненность насекомых, очевидно, зависит от интенсивности метаболизма, а интенсивность эта обуславливается как наследственными свойствами, так и колебаниями условий среды обитания. Пища и физико-химические условия окружающей среды могут у насекомых, как и других пойкилотермных (холоднокровных) животных, оказывать на метаболизм весьма большое и быстрое влияние.

Следует подчеркнуть, что экологическая пластич-

ность не является однородной у любого вида насекомых во все периоды его развития. Различные стадии развития обладают различной степенью приспособляемости к тем или иным элементам внешней среды, так как каждая стадия развития обладает свойственной ей особенностью метаболизма. Одна стадия развития качественно отличается от другой и переход от одной фазы к другой совершается скачкообразно. Стадийность в развитии насекомых особенно резко выражена у филогенетически более молодых отрядов насекомых, обладающих полным (Holometabola) или избыточным (Hyperholometabola) метаморфозом.

Так, например, широко распространенная и вредящая многим культурным растениям бабочка карадрина (*Laphygma exigua* Hb.) во многих местах продолжает развиваться до поздней осени, но в местностях, где зимой имеются значительные заморозки, все фазы ее развития, кроме куколок (яйца, гусеницы, взрослые бабочки), вымерзают. Особенно чувствительны к заморозкам гусеницы. Поэтому при длительной осени и теплом начале зимы большинство гусениц успевает достигнуть фазы куколки и в следующем после такой осени и зимы году обычно наблюдается повышенная численность этого вредителя. Бабаян выявила, что гусеницы первых возрастов мальвойой моли (*Gelechia malvella* Hb.) при температуре —3, —4°С в течение 6 ч полностью погибают, гусеницы же старших возрастов даже при температуре —10°С через 6 ч погибают только на 56%. Яйцо лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) при температуре ниже 11,2°С не развивается; для развития куколки требуется температура не ниже 17°С (Кожанчиков, 1934, 1937). Оптимальная температура для развития яйца озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) 25,3°С, гусеницы второго возраста 28,8°С, куколки 29,0°С. Подобные примеры в литературе многочисленны.

Следует добавить, что терпимость различных фаз развития<sup>1</sup> к различным факторам среды зависит также

<sup>1</sup> В последнее время в энтомологии принято различать понятия фаза и стадия развития, хотя раньше они нередко понимались как синонимы. Под фазой подразумевается состояние (фаза яйца, гусеницы, куколки, имаго), под стадией — период развития, в течение которого насекомое находится в той или иной фазе.

и от физиологического состояния насекомых, обусловливаемого изменением характера метаболизма в различные сезоны. В частности, к периоду зимовки в холодном климате процентное содержание воды в организме насекомых уменьшается (особенно так называемой «свободной», легко замерзающей влаги), а количество жировых веществ и сахаров увеличивается, что резко повышает их холодостойкость, о чем подробнее будет сказано в специальной части книги (Лозина-Лозинский, 1935а, 1935б, 1952; Сахаров, 1928; Пайн, 1927; Робинзон, 1927, 1928 и др.).

При определении влияния отдельных факторов среды на насекомых различают следующие основные градации в силе раздражений: *минимум*, ниже которого данная фаза развития существовать не может, *пессимум*, когда насекомое хотя и не погибает, но находится в угнетенном состоянии, *оптимум* — обеспечивающий наиболее благоприятные условия жизни, и *максимум*, выше которого насекомое погибает. Во многих случаях для жизни насекомых важна, кроме того, не только сила воздействия какого-либо фактора среды, но и определенная периодичность его воздействия (смена климатических сезонов, суточная смена освещения и т. д.).

Организм находится под воздействием разнообразных факторов внешней среды, для жизни необходимо некоторое сочетание факторов этой среды; для одних видов насекомых более определенное (стенобионты), для других допустимы большие колебания (эврибионты). Все факторы среды находятся во взаимодействии друг с другом и действуют на насекомых не изолированно, а как единое целое, точно так же, как и насекомые оказывают влияние на весь комплекс окружающей среды. Общий комплекс взаимосвязанных условий среды был назван Фридериксом (1927) голоценом — фактором единства. Олли, Эмерсон, О. Парк, Т. Парк и Шмидт (1949, 1950) схематически изображают голоцен как веревку, состоящую из суммы отдельных волокон, причем отдельные волокна символизируют отдельные факторы среды, влияющие на организм.

Более удачно принцип голоцена был иллюстрирован самим Фридериксом (рис. 5). Внутри большого кру-

га, символизирующего фактор единства, располагаются мелкие кружки, обозначающие виды организмов (на рисунке — *а* и *б*). От различных точек большого круга, соответствующих отдельным факторам, лучеобразно расходятся прямые линии, эти линии доходят до внутренних мелких кружков, что обозначает действие соответствующего фактора или непосредственное, или, если эти линии доходят до того или иного видового кружка, предварительное пронизав другой видовой кружок, — косвенное. На рисунке изображена только одна точка — *А*.

Комплекс внешних условий (даже независимо от деятельности человека) не остается постоянным, поскольку меняются отдельные условия (например, метеорологические условия в отдельные сезоны и годы). На схеме Фридерикса это может быть представлено путем некоторого вращения большого круга. Если при этом не все малые (видовые) кружки с одинаковой быстротой будут следовать за перемещением большого круга, а некоторые и совсем не переместятся, то все сплетение лучей окажется видоизмененным.

Схема Фридерикса, конечно, упрощена, так как вращение большого круга предполагает равномерное смещение всех факторов в одном направлении. Кроме того, она не учитывает стадийность в развитии организмов (различные фазы развития насекомых, в частности, в значительной мере адаптированы к сезонным явлениям в природе).

Некоторые экологи в настоящее время склонны считать, что понятие о голоцене должно более относиться к биогеографии, чем к экологии, что оно почти

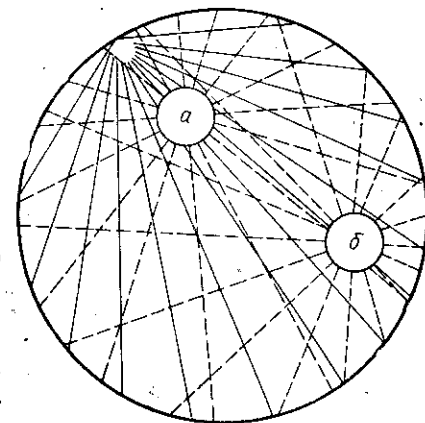


Рис. 5. Схема голоцена (по Фридериксу):

*А* — один из действующих факторов;  
*а* и *б* — виды организмов



равнозначно понятию о биогеоценозе (см. главу 3) (Викторов, 1962). Самый же термин голоцен теперь стал редко применяться и его нельзя признать удачным, поскольку это же название уже общепринято для обозначения последледниковой эпохи геологической истории Земли.

Для обозначения совместного влияния всех факторов среды на колебания численности популяций насекомых Швердтфегером (1941) предложено понятие градоцена. Сущность этого понятия видна из представленной на рис. 6 схемы: средний кружок (P) обозначает популяцию какого-либо вида насекомых. Прямое влияние на численность ее особей оказывают погода (W), питание (N), паразиты (S), хищники (R) и заболевания (K). От плотности популяции, в свою очередь, зависит питание, численность паразитов, хищников, заболеваний. Погода также может влиять на питание, паразитов, хищников и заболевания, а следовательно, косвенным образом опять-таки и на плотность популяции. Какой-либо другой вид не паразитически и не хищных насекомых, обитающий в тех же или близких условиях (на схеме он обозначен кружком A), может оказывать влияние на питание вида P,

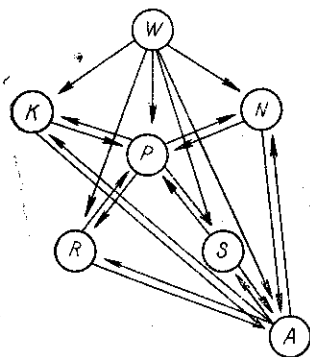


Рис. 6. Схема градоцена (по Швердтфегеру):

P — популяция одного из видов насекомых, W — погода, N — питание, S — паразиты, R — хищники, K — заболевания, A — какой-либо другой вид не паразитических и не хищных насекомых

быть хозяином его паразитов, жертвой для его хищников и носителем тех же болезней. На этот вид также влияют питание, паразиты, болезни вида P и погода.

Принцип градоцена все же не отражает достаточно точно всего многообразия комплексного влияния факторов среды на популяции. Кроме того, нельзя не обратить внимания на то обстоятельство, что этот принцип требовал бы приравнивания популяций к самостоятельным организмам (к сверхорганизмам). Г. А. Виктор (1955) отмечает, что «существенным недостатком

данной концепции является то, что градоцен рассматривается как равновесная, саморегулирующая система, тем самым взгляды Швердтфегера сближаются с механистической теорией равновесия биоценозов». Мистицизм, лежащий в основе градоцена как системы факторов, регулирующих самих себя, отмечен также Варли (1949).

В настоящее время понятие о градоцене стало использоваться экологами так же редко, как и понятие о голоцене.

Весь комплекс факторов внешней среды — биотических и абиотических, при всем многообразии их действия на популяции того или иного вида, в настоящее время обычно называют экосистемой этого вида.

Графически, хотя схематично и далеко не полно, понятие об экосистеме было иллюстрировано по данным Клементса и Шелфорда (1939) Олли и соавторами (1950) (рис. 7). Большой круг на этом рисунке символизирует абиотическую среду, малые круги

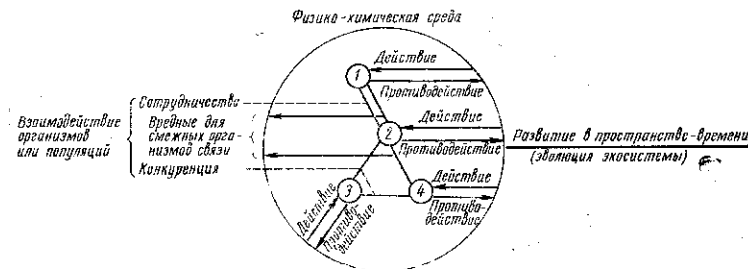


Рис. 7. Схема экосистемы (по Олли, Эмерсону, О. Парку, Т. Парку и Шмидту):

1, 2, 3, 4 — популяции разных видов или отдельных особей одной популяции

внутри него — популяции различных видов или отдельные особи одной популяции. Действие факторов окружающей среды на популяции и популяций на окружающую среду должно рассматриваться суммарно, комплексно, причем экосистема не является неподвижной статической, а видоизменяется во времени.

Необходимо указать, что при комплексном действии на организм всех факторов внешней среды значение отдельных факторов далеко не равноценно. Можно

выделить факторы главнейшие, ведущие и факторы второстепенные. Ведущие факторы для разных видов насекомых не одинаковы. Кроме того, значение каждого фактора при разных их комбинациях (в разных условиях существования) также может изменяться.

Для насекомых, поскольку они принадлежат к пойкилотермным животным, интенсивность жизни которых (скорость обмена веществ) находится в большой зависимости от температуры, температура, как правило, оказывается одним из основных факторов.

В ряде случаев осадки, влажность и некоторые другие элементы климата имеют не меньшее значение, чем температура.

Поскольку на метаболизм непосредственное влияние оказывает пища, она в определенных условиях является ведущим фактором. Иногда ведущим фактором становится наличие возбудителей заболеваний, численность паразитов и хищников.

Значение отдельных факторов на разных стадиях развития того или иного вида (как отчасти уже видно из ранее изложенного материала) может изменяться. Значение их при разных комбинациях внешних факторов также претерпевает изменения. Так, например, естественные враги насекомых (паразиты и хищники) могут оказаться ведущим фактором в жизни лишь при благоприятных для них условиях обитания.

Выявлено, кроме того, что условия развития насекомого в течение одной стадии могут оказывать влияние на действие того или иного фактора в последующих стадиях. Так, более длительное развитие гусениц хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.), обусловленное пониженными температурами, может сократить сроки развития куколки; пищевой режим гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) и озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) оказывает большое влияние на плодовитость бабочек; разнообразная, а особенно богатая витаминами, пища личинок первых возрастов жука *Tribolium destructor* Uyt. удлиняет имагинальную жизнь этого насекомого (Лаубман, 1961). Воспитание личинок стадной фазы азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) в разреженном состоянии ведет к потере взрослой фазой стимула к миграции и к ослаблению инстинкта стадности в следующем поколении и даже к

изменению морфологических особенностей, к превращению в одиночную фазу (*L. migratoria* ph. *danica* L.). И наоборот, воспитание личинок одиночной фазы азиатской саранчи в скученном состоянии ведет к перерождению саранчи в стадную фазу (*L. migratoria* ph. *migratoria* L.) и т. д.

Все факторы внешней среды оказывают на организмы или прямое, или косвенное действие. Прямое действие оказывают те факторы, которые непосредственно отражаются на характере метаболизма (состав и обилие пищи, микроклимат мест обитания). Большинство факторов, как, например, температура, влажность, оказывая прямое влияние на насекомых, могут иметь для них и косвенное значение, определяя темпы размножения их паразитов, хищников, возбудителей заболеваний, оказывая влияние на кормовое растение и т. д. Поскольку все факторы внешней среды связаны между собой прямыми или косвенными связями, полностью безразличных для вида факторов в среде их существования нет, но степень влияния отдельных факторов на вид весьма различна. Это открывает практические возможности определять нарастание или снижение численности популяций со значительной степенью точности путем изучения влияния ведущих факторов.

Для выявления ведущих факторов среды и их значения в жизни того или иного вида насекомых в экспериментальных условиях создается обстановка, при которой изучаемый фактор варьирует, а все остальные факторы по возможности одинаковы (например, воспитание насекомых в политермостатах, камеры которых имеют различную температуру, но одинаковую влажность, а воспитываемые насекомые получают одинаковую пищу). Значение многих отдельных факторов определяется также анализом периодических колебаний численности популяций в природе в зависимости от колебаний метеорологических условий, от численности и состава их естественных врагов (паразитов, хищников, возбудителей болезней), или путем параллельного изучения видов в различных географических пунктах (экологогеографический метод).

Влияние на популяции важнейших сочетаний различных факторов может изучаться также как путем

лабораторного эксперимента (например, при изучении влияния на вид различных сочетаний температуры и влажности можно воспользоваться полигигротермостатом, в камерах которого поддерживаются различные комбинации температуры и влажности воздуха), так и путем учетов и наблюдений в природе в одной местности при различных комбинациях важнейших факторов, или проводится изучение в разных географических точках при учете особенностей среды в этих точках.

Представления о ведущих, главнейших факторах среды не надо смешивать с широко признававшимся в конце прошлого и начале настоящего столетия так называемым законом минимума, сформулированным Либихом (1840, 1847). Либих утверждал, что рост и размер урожая растений определяются тем из необходимых для растения питательных веществ в почве, которое находится в минимальном количестве для удовлетворения потребностей растения. Этот «закон» рекомендовался вскоре после его опубликования и для определения экологических потребностей животных, причем Блэкман (1905) предлагал переименовать его в «закон лимитирующих факторов», а Шелфорд (1911) подчеркивал, что существование организмов следует связывать не только с минимальными, но и с максимально переносимыми избыточными дозами каких-либо внешних воздействий. Шелфорд называл это «законом выносливости» организмов. Тиннеман (1926) видоизменил содержание «закона минимума», сделав упор не на общую возможность существования вида, а на численность его популяций. Согласно этому исправленному закону густоту населения определяет тот фактор внешней среды, который находится в количестве или интенсивности, наиболее далеких от оптимума, и действует на стадию развития, обладающую наименьшей экологической валентностью. В 1934 г. Тэйлор восстановил «закон» Либиха в такой формулировке: «Рост и функционирование организма зависит от количественной стороны существенного внешнего фактора, предоставляемого ему в минимальном количестве в течение наиболее критического периода».

Основная ошибка «закона минимума» и всех его видоизменений заключается в том, что здесь организм

не рассматривается как единое целое со средой, а противопоставляется ей, что здесь не учитываются избирательная способность организмов в отношении различных веществ или воздействий внешней среды, приспособляемость организмов к существующим условиям, а также изменения среды со стороны самих организмов.

Нельзя обойти молчанием также принципиально ошибочную теорию североамериканского эколога Чепмана (1925, 1928), тем более, что она долгое время пользовалась широким распространением у экологов. Чепман вводил понятие биотического потенциала: «Биотический потенциал — это количественное выражение способности организма удерживаться в борьбе за существование вопреки всему сопротивлению внешней среды».

Здесь в еще более резкой форме, чем в «законе минимума», выражено идеалистическое отрицание единства среды и организма. Все отношения между организмом и средой здесь рассматриваются исключительно как антагонистические, а избирательная способность организмов по отношению к факторам среды и действие организма на среду обитания полностью игнорируются. По представлению Чепмана и его школы, каждый вид организмов обладает совершенно определенной, неизменной потенцией к размножению. Фактически же среда якобы «давит» на организмы и потенциальные возможности к размножению, поэтому в полной мере не проявляются. Согласно Чепману, для определения темпов фактического размножения насекомых в любой конкретной обстановке необходимо установить численное выражение ограничительного действия каждого из факторов среды.

## Глава 3

### ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ СИНЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ<sup>1</sup>

*Биотопы. Межвидовые территориальные группировки насекомых. Сезонные и суточные изменения структуры биоценозов. Стации. Цепи и циклы питания. Связь между численностью популяций и числом видов в биоценозе. Специфические и доминирующие виды. Преференты. Сукцессии биоценозов и генезис биотопов. Подразделение биотопов и группировка их в более крупные территориальные объединения.*

Жизнедеятельность популяций любого вида организмов изменяет среду их обитания во многих случаях в неблагоприятную для них сторону (расходование запасов пищи, кислорода воздуха, накопление продуктов метаболизма, разложение трупов и т. д.), однако это в значительной степени устраняется другими видами организмов, обитающими в той же среде. Среди насекомых, например, известно большое количество видов сапрофагов и некрофагов, развивающихся за счет разлагающихся растительных и животных остатков, или

<sup>1</sup> Иногда вместо термина синэкология применяют другой термин биоценология; однако этот последний термин не всеми биологами понимается одинаково. В большинстве случаев его считают равнозначным синэкологии как разделу экологии, изучающему биоценозы, в других — в задачи биоценологии включается изучение всяких сообществ организмов, в том числе и внутривидовых популяций, и притом иногда даже биоценология выделяется в самостоятельную науку. Выделять биоценологию в отдельную науку, отрывая ее от экологии в целом, нет оснований, поскольку ни ее содержание, ни ее методы не имеют достаточных специфических особенностей. Синэкология — лишь часть экологии, неразрывно связанная с аутоэкологией. Термин синэкологии впервые был предложен Шортером и Киршнером (1902) для растительных сообществ, который и был принят в 1910 г. Международным ботаническим конгрессом; в дальнейшем он стал применяться в экологии и для биоценозов в целом, поскольку растительные сообщества являются лишь их частью.

копрофагов, питающихся экскрементами других животных; растения используют многие продукты метаболизма животных и т. д.

В значительной мере в связи с этим на различных участках территории исторически слагаются более или менее определенные группировки различных видов организмов, обеспечивающих отдельные звенья биогенного кругооборота веществ.

Отдельные виды организмов, населяющие тот или иной участок территории, связаны между собой как пищевыми связями, так и большим или меньшим сходством требований, предъявляемых к физико-химическим факторам неорганической среды. Формирование определенных группировок видов облегчается избирательной способностью организмов к среде обитания, причем у высших насекомых перемещения по территории облегчаются наличием крыльев. Кроме того, комплекс живых организмов нередко сам создает необходимые для него особенности среды. Например, в норах грызунов, заселяемых многими видами организмов, в том числе и насекомыми, или в норках жуков крапчатиков (виды родов *Lethrus* Scop., *Abrognathus* Sem. et Medv., *Ceratodirus* Fisch.) создаются, конечно, совершенно иные микроклиматические условия, чем вне этих нор и норок.

В гнездах муравьев (Formicidae) и особенно в ульях домашней пчелы (*Apis mellifera* L.) поддерживается более или менее устойчивая температура и влажность. Температура в кулигах (стадах) личинок стадных саранчовых выше температуры окружающего воздуха. На рис. 8 представлены графики температуры муки среди скопления личинок большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) и наружной температуры. Хоув (1958)<sup>1</sup> считает, что для кожееда *Trogoderma granarium* Ev., в массе размножающегося и сильно вредящего зерну злаков только в теплом климате или в достаточно теплых помещениях, в других температурных условиях, которые уклоняются от оптимальных, создаются лучшие условия для развития, если зерно, где он обитает, поражено также другими видами амбарных насекомых.

<sup>1</sup> Из выступления на X Международном энтомологическом конгрессе, состоявшемся в августе 1956 г. в г. Монреале.

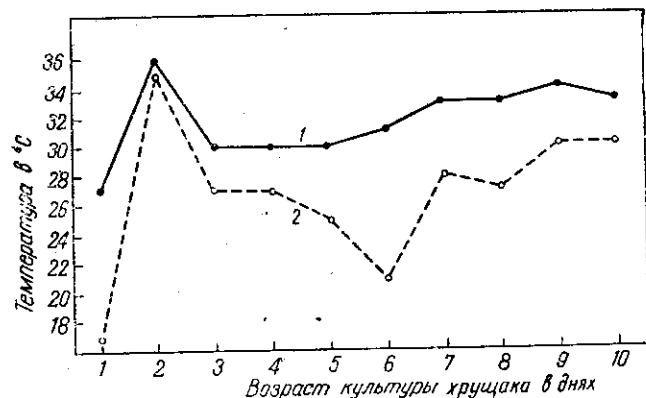


Рис. 8. Изменение температуры под влиянием жизнедеятельности большого мучного хрущака в муке (по Олли, Эмерсону, О. Парку, Т. Парку и Шмидту):

1 — температура муки среди культуры личинок хрущака, 2 — наружная температура.

Кроме того, виды, входящие в определенный комплекс, взаимно ограничивают численность их особей благодаря прямой или косвенной конкуренции, паразитизму, хищничеству и другим антагонистическим биотическим связям. Благодаря этому между отдельными сочленами сообществ создаются более или менее типичные численные соотношения, соответствующие потребностям отдельных видов. Формирование природных комплексов организмов, «как и видообразование, направляется естественным отбором» (Гиляров, 1961).

Территорию с более или менее однородными почвенными и климатическими условиями, заселенную более или менее определенным комплексом животных и определенным растительным сообществом, называют биотопом. Биотопами являются, например, каменистые участки гор и предгорий, однородные песчаные участки пустыни, осоковое болото, сосновый лес, яблоневый сад, свекловичная плантация и т. д. В лесоводстве очень употребительно равнозначное понятие тип леса.

В биогеографии подобное же понятие получило название географического ландшафта, под которым понимается участок территории, обладающий

типичными для него рельефом, климатом, почвой, растительным покровом, животным миром и хозяйственной деятельностью человека.

Исторически сложившийся комплекс всех организмов, животных и растительных, характерный для того или иного биотопа, называется биоценозом.

Понятие о биоценозе впервые было развито уже в 1852 г. в трудах русского ученого Рулье, самый же термин был предложен только в 1877 г. немецким зоологом Мобиусом. Биоценоз является частью общего природного комплекса биогеоценоза, включающего, кроме организмов, почву, водный режим, геологическое строение и свойственные этой территории климатические особенности. Понятие о биогеоценозе было обосновано в 1940 г. акад. Сукачевым и трактуется в биогеографии как элемент географического ландшафта (1949). В экологии это понятие практически почти равнозначно понятию о биотопе, но несколько уже его, поскольку относится лишь к более или менее специфическим разностям небольших участков на протяжении биотопа (см. ниже).

В экологии насекомых наиболее широко применяются термины биотоп и биоценоз. Иногда применяют и более узкие термины: фитоценоз, если имеют в виду только растительные организмы, и зооценоз, если говорят о животных. Иногда применяют даже еще более узкие термины, например, в отношении комплекса насекомых, населяющих тот или иной биотоп, говорят энтомоценоз. Поскольку в единстве организмов и среды выделять отдельные группы растений или животных, это значит разрывать понятие о биоценозе в целом, подобные узкие понятия о ценозах следует признать еще дискуссионными; с другой стороны, они дают несомненное техническое удобство в различного рода исследованиях и в практике.

Поскольку среди биоценозов, особенно богатых видами, нередко имеются межвидовые пространственные группировки организмов, значительно теснее связанные между собой, чем с другими сочленами биоценоза, для этих группировок в экологии установлено особое понятие — синусия. Впервые это понятие было обосновано швейцарским ботаником Гамсом в 1918 г. для фитоценозов, но в последние десятилетия оно стало

применяться в более широком смысле, включая и животных. Синузией является, например, комплекс организмов на пятнах такыров среди глинистой пустыни или на участках степи, где интенсивный выпас скота вызвал уплотнение почвы, обедание и вытаптывание травостоя и обеспечил значительное количество навоза.

В понятие синузии не следует включать небольшие группировки видов, возникающие из наличия исторически сложившихся прямых связей между ними, как, например, цветущее растение и насекомые, являющиеся его специфическими опылителями, или хозяин и его одноядные паразиты. Такие тесные группировки обозначают термином консорций, который также впервые был введен ботаниками (в 1872 г. Гризенбахом) для совместного существования синезеленых водорослей с некоторыми травянистыми растениями или водорослей и грибов, формирующих лишайники.

В консорции обычно легко выделить центральный организм, с которым связаны другие виды (Л. В. и К. В. Арнольди, 1962).

Так, например, грецкий орех, на котором обитают одноядные виды насекомых — ореховая тля (*Callipterus juglandis* Frish.) и ореховая плодожорка (*Sarothrips musculana* Ersh.), является ядром консорции.

Различают биотопы первичные, т. е. такие, которые не подвергались влиянию хозяйственной деятельности человека, и вторичные — участки, окультуренные человеком. Термин «вторичные» был введен Шелфордом (1912) и поддержан Вармером и Гребневым (1918), а позднее вошел и в широкое употребление. Однако Шелфорд принципиально ошибочно полагал (и с ним соглашались некоторые другие, преимущественно зарубежные, экологи), что изучение вторичных биоценозов ничего не может дать для познания законов природы. Ошибочно хотя бы потому, что сравнение экологических процессов, протекающих в первичных и вторичных биотопах, вскрывает теоретически и практически весьма важные явления. Так, например, изучение биоценозов целинных земель перед их хозяйственным освоением, в период освоения и после него позволило советским исследователям за последнее время выявить ряд закономерностей переформирования фауны при крушении прежней структуры биотопа.

Биотопы не изолированы от соседних территорий и между отдельными биотопами наблюдается частичный обмен насекомыми, это особенно облегчается наличием у многих из них летательного аппарата (крыльев) в имгинальном состоянии. Подвижность насекомых обеспечена мощностью и разнообразием их мускулатуры при сложном расчленении их тела и довольно совершенной системой экскреторных органов, препятствующей накоплению экскретов, которые могли бы вызвать утомляемость.

Кроме нерегулярных изменений в структуре биоценоза, как, например, при залетах стай азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) или лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.), наблюдаются отчетливые периодические сдвиги как по сезонам года, так и в отдельные периоды суток. Особенно отчетливая сезонность в заселении некоторых биотопов наблюдается у перелетных птиц, в том числе насекомоядных. Москиты, комары, стрекозы и очень многие другие насекомые являются компонентами отдельных биоценозов лишь в отдельные сезоны и в определенные периоды суток.

В энтомологической литературе ранее нередко отождествляли два понятия: биотоп и станция. Под станциями в настоящее время принято понимать все места обитания популяций данного вида во все сезоны года, хотя места эти в различные периоды онтогенеза или в различных генерациях могут относиться к различным биотопам. Например, станции стадной фазы азиатской саранчи в период яйцекладки, эмбрионального развития и в период развития личинок первых возрастов находятся в очень влажных местах с густой растительностью, которые в советской литературе принято называть гнездилищами саранчи; личинки же старших возрастов обычно выходят в другие, значительно более сухие, с иной растительностью биотопы. Термин «станция» применяется только по отношению к одному виду, хотя этот вид и входит в состав определенных биоценозов.

Места обитания, находящиеся в различных биотопах, могут быть обусловлены стадийностью развития насекомых при разных экологических потребностях различных фаз. Перемещение популяций в новые биотопы может носить сезонный характер, например, при пере-



мещеннях в места зимовки горного клопа (*Dolycoris penicillatus* Horv.) и некоторых кокцинелл (*Brumus octosignatus* Gebl., *Semiadalia undecimnotata* Schn. и других) в горы, или при миграции клопа вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) на Украине и в Краснодарском крае РСФСР из степей в леса, где они залегают в скоплениях под опавшими листьями. Перемещения видов в другие биотопы могут происходить ежедневно, например, перелеты многих насекомых в Средней Азии летом в жаркие часы суток в наиболее затененные биотопы — в сады, на хлопковые поля. Перемещения могут быть вызваны погоней хищника за жертвой или стремлением укрыться от хищников. Словом, биологическая обусловленность перемещений может быть самой разнообразной (подробнее этот вопрос будет освещен в главе 5).

Одни биотопы более доступны для обмена видами; другие — более закрыты благодаря большей специфичности экологических условий, позволяющей обитать здесь лишь более или менее стенобионтным организмам. Например, водоемы доступны для жизни лишь сравнительно небольшого числа видов насекомых, тогда как наземные биотопы менее изолированы; густые леса более изолированы и потому более специфичны в экологическом смысле, чем степи и т. д., но в составе биоценозов того или иного биотопа нередко бывают и такие виды, которые не выходят за пределы данного биотопа, — станции их ограничены одним биотопом, это по преимуществу стенобионтные виды. Таких животных, не покидающих свой биотоп, Эндерлейн (1908) предложил называть гомоценными; животных же, имеющих правильные миграции в новые биотопы, — гетероценными.

Среди насекомых гомоценны, например, многие пухоеды (Mallophaga), гетероценны тли, имеющие правильную миграцию, хотя отдельные поколения всех тлей и гомоценны (например, тля *Hyalopecterus arundinis* F. весной размножается на листьях абрикосов, миндаля, а затем перелетает во влажные места и развивается в ряде поколений на листьях тростника — *Phragmites communis* Trin, а осенью тли этого вида снова мигрируют в сады для откладки зимующих яиц); гетероценны комары (Culicidae) и стрекозы (Odonata), в личи-

ночной стадии развивающиеся в водоемах. Существуют и такие животные, которые вообще не приурочены к каким-либо определенным биотопам, их называют убиквистами; таковы, например, божья коровка (*Coccinella septempunctata* L.) или подура (*Lepidocyrtus lanuginosus* Gmel).

Хотя биоценоз того или иного биотопа определяется, в основном, тем комплексом экологических условий, который здесь имеется, но нельзя забывать и исторических факторов развития земли, влияние факторов геологических, тектонических, влияние смены климатов.

Поскольку биоценозы исторически сложились на отдельных участках территории путем приспособлений организмов к абиотическим факторам среды и друг к другу, в биотопах идет совместная эволюция всего комплекса организмов. Все же взаимные приспособления организмов (коадаптации) относительно и противоречивы. Это проявляется прежде всего в колебаниях относительной численности особей отдельных видов. Ф. Энгельс писал: «Первое, что нам бросается в глаза при рассмотрении движущейся материи, — это взаимная связь отдельных движений отдельных тел между собою, их обусловленность друг другом»<sup>1</sup>. «На земле движение дифференцировалось в виде смены движения и равновесия: отдельное движение стремится к равновесию, а совокупное движение снова уничтожает отдельное равновесие». «Всякое равновесие лишь относительно и временно»<sup>2</sup>.

Отношение отдельных видов к различным факторам среды не идентично. При уклонении экологических условий в благоприятную для того или иного вида сторону относительная численность этого вида может резко увеличиваться. Среди насекомых не редки случаи так называемых вспышек массовых размножений. Общеизвестны, например, массовые размножения саранчовых, люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.), непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.), соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) и очень многих других видов.

Учитывая, что любой вид представлен в разных

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1952, стр. 182.

<sup>2</sup> Там же, стр. 196.

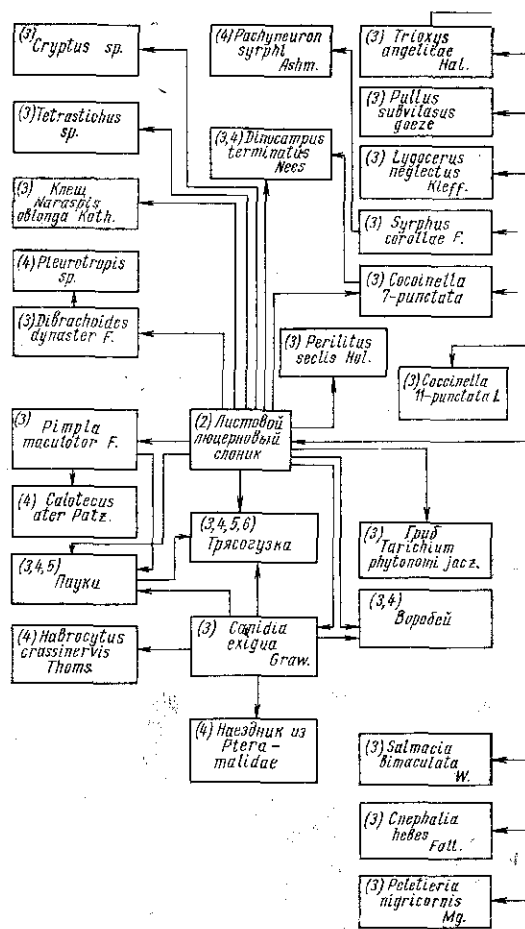
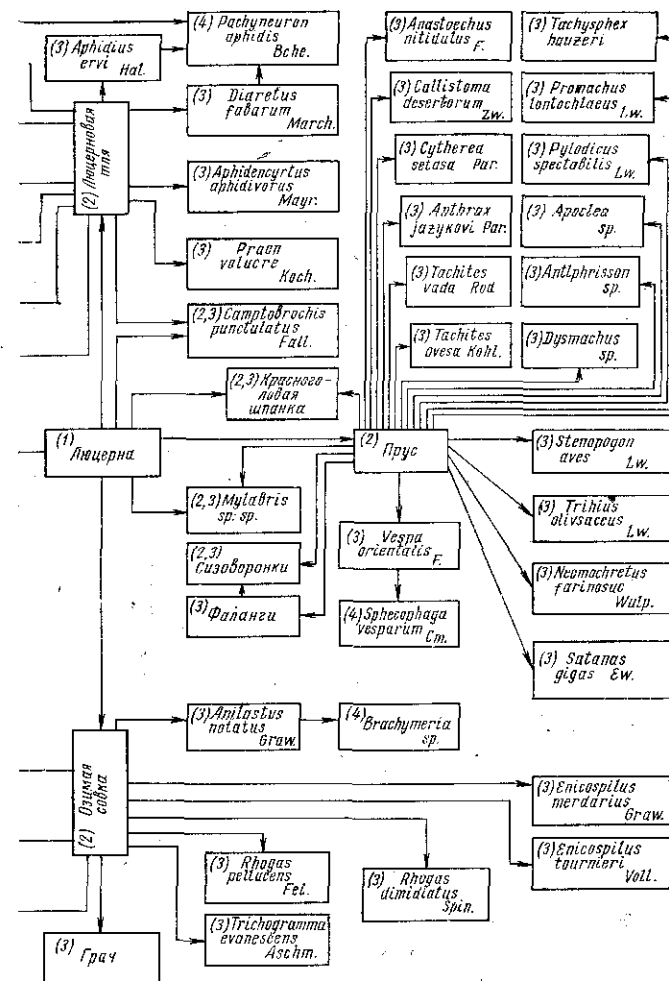


Рис. 9. Пищевые цепи некоторых насекомых, связанных с люцерной в Средней Азии (ориг.). Цифры обозначают порядковый номер организма



занных с люцерной в Средней Азии (ориг.). Цифры в той или иной пищевой цепи

биоценозах отдельными популяциями, М. С. Гиляров (1954) предложил характеризовать общую структуру биоценоза при помощи следующей схемы-таблички, в которой вертикальные графы означают различные биоценозы, а горизонтальные — отдельные популяции. Буквенные обозначения относятся к отдельным видам, буквенные обозначения с цифровым знаком соответствующего биоценоза составляют популяции отдельных видов:

Вид	Биоценоз				
	1	2	3	4	и т. д.
A	A1	A2	A3	A4	
B	B1	B2	B3	B4	
V	V1	V2	V3	V4	
G	G1	G2	G3	G4	

и т. д.

Конечно, некоторые виды будут представлены не во всех, а лишь в некоторых биоценозах и даже, может быть, в одном из них.

В основе связей между отдельными видами организмов в биоценозе лежат так называемые пищевые цепи, или цепи питания (впервые термин предложен Элтоном, 1927), которые прямо или косвенно и объединяют все организмы в общий комплекс. Первым звеном в такой цепи является, как правило, растение, дальше идет растительоядный вид, к последнему приурочены его паразиты и хищники, в свою очередь могущие иметь своих хищников и паразитов второго порядка. Пример цепей питания можно видеть на рис. 9. Здесь первым звеном цепи является люцерна. Некоторые виды организмов могут одновременно являться звеньями в разных цепях питания. Так, на приведенном рисунке в пищевой цепи: люцерна — прус — красноголовая шпанка, последняя является третьим звеном, но она входит и вторым звеном в другую цепь; или в пищевой цепи люцерна — листовой люцерновый слоник — *Coccinella septempunctata* L. — *Dinocampus terminatus* L., божья коровка *Coccinella septempunctata* является третьим звеном, а *Dinocampus* четвертым, но божья коровка также является третьим звеном в другой цепи: люцер-

на — люцерновая тля и т. д., а *Dinocampus* третьим звеном также в цепи: люцерна — люцерновый слоник — *Dinocampus* и т. д.

Трясогузка (*Motacilla alba* L.) и воробьи поедают как самого люцернового слоника (особенно в стадии личинок), так и коконы его паразита *Canidia exigua* Hb.; очевидно также — личинок слоника, внутри которых находятся личинки канидии, а также коконы канидии, зараженные паразитом второго порядка — *Habrocytus crassinervis* Thoms. и т. д.

Комплексы связанных между собой отдельных цепей питания благодаря наличию в них общих звеньев принято называть циклами питания (Элтон, 1927).

Различные пищевые цепи, взаимно связанные в общие циклы питания, тем более многочисленны, чем богаче видовой состав биоценоза и чем больше в нем многоядных форм. Как правило, почти каждое звено в цепи питания может быть замещено близкими видами без нарушения общей структуры цепи, например, на рис. 9 замена люцерновой тли (*Aphis medicaginis* Koch.) бородавчатой тлей (*Therioaphis ononidis* Kltmb.), которая также питается на люцерне и притом часто одновременно с ней, не изменит дальнейших звеньев цепи — *Syrphus corollae* F. — *Pachyneuron syrphi* Asm.; или замена пруса на серую кобылку (*Aiolopus tergestinus* Charp.), которая нередко питается на люцерне одновременно с прусом, не изменяет дальнейших звеньев цепи — *Vespa orientalis* F. — *Sphecochaga vesparum* Cm.

При такой замене характерные черты структуры биоценов сохраняются, но будут более или менее резко нарушены численные взаимоотношения между остальными видами организмов, представленными в цепи. Например (см. рис. 9), устранение из биоценоза люцернового поля гриба *Tarichium phytonomi* Jacz. должно резко повысить зараженность люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) почти всеми остальными его паразитами и особенно паразитом *Canidia exigua* Hb. Наши учеты (1934) показали, что в некоторые годы гриб поражает даже в неблагоприятном для него сухом климате Бухары до 40% личинок слоника; а *Canidia exigua* Hb. является массовым паразитом люцернового слоника.

Все цепи питания не устойчивы, временны. Изменения могут быть вызваны разным пищевым режимом насекомых в разных стадиях развития, например, подавляющее большинство видов *Lepidoptera* в стадии гусениц растительноядны, тогда как взрослые формы их питаются нектаром цветов; личинки мух семейства *Syrphidae* питаются тлями (или некоторые виды навозом, разлагающимися растительными остатками), взрослые же мухи питаются нектаром цветов и т. д. Изменения могут быть вызваны многоядностью видов при избирательности в отношении пищи; недостаток излюбленной пищи может вызвать в этом случае перераспределение звеньев в цепях питания того или иного пищевого цикла.

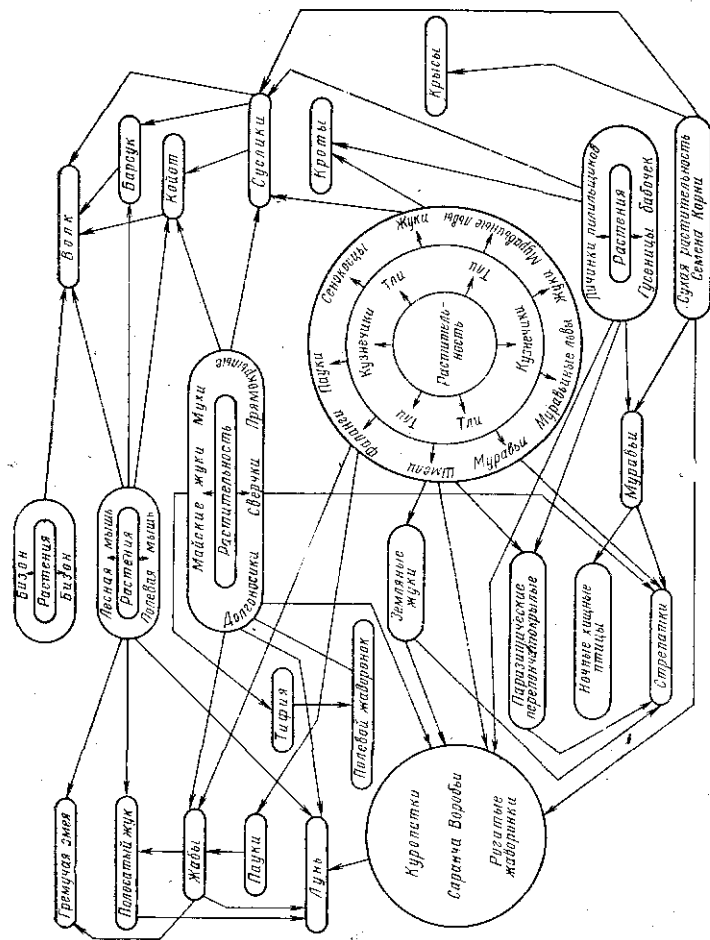


Рис. 10. Схема биоценоза прерии (по Шелфорду)

Изменения могут носить сезонный характер в силу миграций за пределы биотопа тех или иных видов в определенные сезоны. Например, в Иране, Афганистане, Азербайджане и республиках Средней Азии с начала лета до осени исчезает с люцерновых полей залегающий в летнюю спячку в садах жук *Phytonomus variabilis* Hbst., и хотя остается на полях, но выбывает из цепи питания впадающий в диапаузу его паразит *Canidia exigua* Grav. Биоценоз люцернового поля весной и летом здесь сильно отличается. Выше говорилось о гетероценных видах, которые имеют закономерные миграции из одного биотопа в другой в различные сезоны.

Очень интересный пример перестройки цепей питания, вызванной вторжением в эти цепи новых видов, описан Перкинсом и Свизи (1926). В качестве декоративного растения из Мексики на Гавайские острова было завезено растение лантана (*Lantana camara* L.) и одновременно из Центральной и Южной Азии завезена горлица и птица майна (*Acridotheres tristis* L.), которые стали охотно питаться ягодами лантаны и разнесли по пастбищам неперевариваемые ими семена этого растения. Лантана стала вредным растением. Для биологической борьбы с лантаной на Гавайские острова к 1926 г. было завезено 23 вида насекомых (а к 1956 г. было завезено уже 50 видов), из которых восемь хорошо акклиматизировались и стали давать многочисленные популяции (особенно муха *Agromyza lantanae* Trogg). Лантана стала постепенно искореняться. Ко времени завоза лантаны пастбищам и сахарному тростнику на Гавайских островах очень вредила луговая совка (*Cirphis unipuncta* Haworth.). Завезенная из Индии майна стала истреблять луговую совку в массе, и вред от нее резко снизился; искоренение лантаны неблагоприятно отразилось на численности майны, и вред от луговой совки снова стал нарастать.

Длина цепей питания, в которые входят насекомые (определяемая числом звеньев этих цепей), не одинакова; в простейшем случае может быть только два звена: растение и питающееся на нем насекомое, или три — добавляется паразит или хищник растительного насекомого. Могут быть цепи из четырех, пяти и даже шести звеньев (см. рис. 9). Может быть еще больше звеньев за счет паразитов, живущих на хищниках, и за

счет паразитов второго и третьего порядков (паразитов, паразитирующих на паразитах) или путем включения в цепь после первого звена паразитных растений.

Пищевые цепи очень усложняются в тех случаях, когда одно и то же насекомое может быть как первичным, так и вторичным паразитом или когда хищник уничтожает и хозяина и паразита. Так, например, *Pteromalus egregius* Forst. — первичный паразит вредной бабочки златогузки (*Nygma phaeorrhoea* L.), может являться и вторичным паразитом и паразитом третьего порядка, поражая, кроме самой златогузки, ее паразитов и сверхпаразитов. Среди паразитов маслинной огневки (*Prays oleellus* Fabr.) восемь могут быть как первичными, так и вторичными.

Число звеньев пищевой цепи в любом биоценозе ограничивается правилом величины особей различных звеньев и особенно правилом пирамиды чисел<sup>1</sup>. Сущность первого из этих правил заключается в том, что в каждом последующем звене цепи питания организмы становятся крупнее, но малочисленнее. Если хищник полностью съедает свою жертву, то правило величины особей становится легко понятным и не вызывает сомнения. Но из этого правила, конечно, имеется много исключений в других случаях. В частности, насекомые почти никогда не уничтожают полностью те растения, на которых они питаются, а размеры растений, в обычных случаях, не только не меньше насекомого, а значительно его превосходят по величине. Кроме того, паразитные насекомые, опять-таки, не крупнее, а мельче своей жертвы и часто бывают более многочисленны, чем жертва.

Второе правило универсально; без него не мог бы быть обеспечен биогенный кругооборот веществ, исключения из него возможны лишь на небольших участках и в основном под влиянием деятельности человека. Пирамида чисел предполагает убывание общей биомассы каждого последующего звена в цепи питания, поскольку далеко не вся пища пойдет на рост особей, а значительная ее часть должна быть израсходована на удовлетворение энергетических затрат организма (на дыхание,

<sup>1</sup> Эти правила были обоснованы еще в 1887 г. Форбсом и окончательно сформулированы в 1927 г. Элтоном.

мускульную деятельность и т. д.). Личинки комаров семейства *Tendipedidae*, например, на рост расходуют в 7—8 раз меньше пищевой массы, чем на покрытие энергетических затрат. Кроме того, никогда не бывает полной перевариваемости и полного усвоения съеденной пищи ни у одного животного. Окуню в возрасте до трех месяцев для продуцирования 1 г сырого протеина требуется съесть 30 г насекомых или низших ракообразных (Карзинкин, 1952; Наумов, 1955). Каждое последующее звено в цепи питания встречается со все уменьшающимся запасом биомассы, и, следовательно, число звеньев цепи ограничивается. В каждой цепи питания редко бывает больше четырех звеньев.

Количество видов организмов в различных биоценозах весьма различно, в зависимости от комплекса факторов среды и от истории формирования биотопов, поэтому иногда говорят о богатых и бедных биоценозах, о больших и малых фаунистических комплексах того или иного участка территории. При большем видовом разнообразии биоценоза обычно отмечается меньшая численность особей отдельных видов. В богатых биоценозах преобладают стенобионтные виды. Наиболее богаты биоценозы в тропических и субтропических областях. Так, во всех внутропических областях встречается 921 вид стрекоз (*Odonata*), а в тропиках и субтропиках известно 2096 видов; кузнечиков (*Tettigoniidae*) к 1951 г. насчитывалось во внутропических областях 1120 видов, в тропических же и субтропических — 2726 видов; саранчовых (*Acridodea*) — во внутропических областях — 1842 вида и в тропических и субтропических — 2811 видов и т. д. (Гесс, 1950).

Наиболее бедны биоценозы пустынь и тундры. Колебания густоты населения достигают наибольшей амплитуды в тайге, тундре и в степях с умеренным климатом. Большая устойчивость биоценозов в тропиках объясняется сравнительной устойчивостью метеорологических факторов, сравнительно малой подвижностью животных, почти полным отсутствием сезонных миграций (но здесь особо резко выражена суточная смена — высок процент видов, ведущих ночной образ жизни). Число видов в степях умеренного климата, тундре и тайге с их суровым климатом сравнительно мало, виды обладают высокой экологической пластичностью (особенно

по отношению к температуре). Густота населения отдельных видов подвержена резким изменениям в связи с большими колебаниями физических условий среды; отчетливы сезонные изменения фауны. Удельный вес (степень влияния) биотических факторов здесь меньше, чем в устойчивом климате тропиков и отчасти субтропиков. Общий характер биоценозов в разных географических зонах, как видим, имеет свои особенности.

Несмотря на разнохарактерность различных биотопов и их изменчивость, текучесть, связанную в основном с перегруппировками видов в цепях питания и в циклах питания, все же в каждом биотопе легко выделяются типичные или специфические виды, эти виды не обязательно должны иметь наибольшую численность, но они являются, чаще всего, гомоценными, не покидающими свой биотоп. Так, например, в пустынных биотопах Средней Азии встречаются специфические виды жуков чернотелок (*Tenebrionidae*); жукелица *Carabus clathratus* L. приурочена к заболоченным лугам; бабочка *Colias palaeno* L. почти не встречается в других биотопах, кроме торфянистых болот. Согласно Шелфорду (1913), отдельные виды жуков скакунов (сем. *Cicindelidae*) настолько типичны в определенных биоценозах Северной Америки, что по ним даже эти биотопы могут быть названы. Например, биоценоз «*Cicindela purpureolimbalis*», свойствен биотопу голых глинистых участков, биоценоз «*C. lepida*» — в зарослях тополе, биоценоз «*C. lecontei*» — в сосновых борах.

К таким же типичным для биотопов видам могут быть отнесены все одноядные виды и организмы, за счет которых они питаются, если эти организмы приурочены к определенным биотопам. Бабочка яблочная плодоярка (*Carpocapsa pomonella* L.) встречается только в садах или диких зарослях семечковых плодовых культур, преимущественно яблони; однопятнистая рисовая огневка (*Schoenobius incertellus* Walk.) — только на посевах риса, бескрылая толстоножка (*Philachyra aptera* Ports.) — только на посевах пшеницы и т. д.

Многие виды насекомых с ограниченной многоядностью (олигофаги) или даже со значительной многоядностью (полифаги) все же обладают явной избирательной способностью по отношению к характеру пищи. Они встречаются в различных биотопах, но



предпочитают определенные из них. Такие компоненты биоценозов предложено называть преферентами (Гэльдс, 1918; Фридерикс, 1930). Например, табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind.), несмотря даже на очень большую многоядность, предпочитает посевы табака, где он очень типичен едва ли не во всех зонах возделывания этой культуры; хлопковая тля (*Aphis gossypii* Glov.) очень многоядна, но предпочитает тыквенные растения (Cucurbitaceae) и хлопчатник. Ограниченный питанием на травянистых бобовых растениях долгоносик *Sitona cylindricollis* Fahr. и многоядный клоп *Adelphocoris lineolatus* Goeze также относятся к преферентам, так как они явно предпочитают определенный биотоп — посевы люцерны и концентрируются здесь; первого из них обычно называют даже клубеньковым люцерновым долгоносиком, а второго — люцерновым клопом. Преференты, как правило, многочисленны в биоценозе.

Однако некоторые виды предпочитают тот или иной биотоп лишь при определенных сочетаниях факторов; так, например, хлопковая совка (*Chloridea obsoleta* F.) очень охотно включается в пищевые цепи, начинающиеся хлопчатником, но не раньше его бутонизации — периода, когда начинают функционировать железистые волоски на его листьях и стеблях; на кукурузе эта совка охотно поселяется в том случае, если период цветения кукурузы совпадает с периодом ее яйцекладки.

Наиболее многочисленные виды в биоценозах называют обычно доминирующими. Доминирующие виды лучше приспособлены к экологической обстановке соответствующего биотопа, они являются основным ядром биоценоза, по крайней мере в тот или иной сезон года.

В зависимости от условий среды число видов организмов в биоценозах различных биотопов, разумеется, очень различно, но за последнее десятилетие был обоснован такой общий принцип: чем продолжительнее действовали более или менее однообразные условия среды, тем богаче видами и стабильнее биоценоз данного участка (Франц, 1952—1953). Конечно, при этом подразумевается, что деятельность человека (борьба с вредными насекомыми, строительство фабрик и заводов и т. п.) или какие-либо общие резко лимитирующие при-

родные факторы (как, например, условия вечной мерзлоты, сильно засоленных почв, глубоководной зоны морей и океанов или морские просторы вокруг островов, создающие непреодолимые барьеры для проникновения организмов извне, и т. д.) не препятствовали обогащению этих биотопов.

Типичные соотношения численности особей различных видов организмов, населяющих различные биотопы, конечно, также весьма разнообразны в зависимости от очень многих условий. Все же в отношении насекомых закономерным является наличие в любом биотопе и в любое время многих видов с небольшим числом особей и немногих видов с резко доминирующей численностью.

Поскольку количество видов и численность особей отдельных видов в различных биотопах резко различны и иногда на первый взгляд кажется, что население некоторых биотопов использует уже все жизненные возможности, Гарольдом (1926) и Гарнишем (1925) было введено понятие о так называемых насыщенных и ненасыщенных биоценозах. Это понятие, однако, не выдерживает критики. Работникам по карантину сельскохозяйственных растений против вредителей это очень хорошо известно.

Вряд ли можно признать, например, «ненасыщенными» биоценозы всех многочисленных биотопов, куда проник в США, Палестину, Среднюю Азию, Центральную Грузию туземный только в странах Дальнего Востока вид — червец комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), и все же он стал здесь в массе размножаться.

При проникновении нового вида в тот или иной биотоп начинается приспособление этого вида к новым условиям, чему способствует и повышенная жизненность при смене условий существования. Новый вид вступает нередко в конкурентные отношения с ранее существовавшими здесь видами, и в биоценозе, качественно изменившемся, возникают новые взаимоотношения между видами. Может произойти при этом и вытеснение некоторых ранее обитавших здесь видов. С этой целью проводят, в частности, интродукцию и акклиматизацию энтомофагов — паразитов и хищников — вредных для сельского хозяйства видов насекомых. В большинстве случаев, однако, полного вытеснения того или иного вида не происходит, но он численно деградирует и

вредные для человека виды превращаются в практически безвредные.

Такие результаты дал, например, почти повсюду завоз жука *Rodolia cardinalis* Müll. для борьбы с желобчатым червецом (*Icerya purchasi* Masc.); афелинуса (*Aphelinus mali* Hald.) — для борьбы с кровавой тлей (*Eriosoma lanigerum* Hausm.), вредящей яблоням; паразита *Pseudaphicus malinus* Gah. — для борьбы с червецом комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.) и т. д. Известны, все же, и примеры полного искоренения некоторых вредных видов при акклиматизации полезных видов. Так, согласно высказыванию Уолкотта<sup>1</sup>, жук *Chilocorus cacti* L., завезенный на Пуэрто-Рико, почти нацело уничтожил вредных кокцид на кактусах и затем сам, не имея пищи, должен был здесь погибнуть; в опытах Вейзера, проведенных в Чехословакии, при помощи паразитических Protozoa (преимущественно микроспоридий и шизогregarий) удавалось иногда на 100% уничтожить южную амбарную огневку (*Plodia interpunctella* Hb.) на складах.

Отсюда, конечно, отнюдь не следует, что любой вид может быть акклиматизирован в любом биотопе. Естественно, что для этого необходимо хотя бы минимальное удовлетворение экологических потребностей вида. На Каролинских, Марианских и Маршалльских островах из 43 завезенных из разных стран видов энтомофагов акклиматизировалось, например, всего 12 (Гарднер)<sup>1</sup>, в США из 500 завезенных видов энтомофагов акклиматизировались лишь от 95 до 100 видов (Клозен)<sup>1</sup>.

Реконструкции биотопов, вызванные накапливающимися противоречиями во взаимоотношениях между организмами, изменениями пищевого субстрата (гниение древесины, разложение трупов, высыхание навоза и т. д.) или абиотическими переменами (изменения климата, необычно длительные ураганы, наводнения), а в биотопах вторичных — деятельностью человека, могут стать длительными и даже иногда необратимыми, не возвращающимися к прежним средним нормам. Такие изменения принято называть сукцессиями.

<sup>1</sup> Из докладов на X Международном энтомологическом конгрессе, проходившем в 1956 г. в г. Монреале.

Сначала этот термин применялся лишь по отношению к растительным сообществам, а затем был распространен и на животных (Шелфорд, 1907, 1911, 1912; Гандшин, 1920), в частности впервые на насекомых (Шелфорд, 1907). Классическим примером сукцессии является постепенное зарастание озера, превращающегося затем в торфяное болото и в торфяник, появление на торфянике леса (в северных широтах). Впрочем, отдельные авторы подчеркивают, что даже такие прочные сукцессии нельзя признавать абсолютно необратимыми. Например, пожар в торфяниках может вызвать понижение уровня почвы среди окружающей поверхности и вследствие этого в данное место увеличится сток дождевой воды — должны восстановиться условия прежнего озера. Климатические и почвенные изменения за целые геологические периоды (например, наступления ледников на юг в ледниковые периоды и отступления их на север в послеледниковые периоды) вызывают или полностью необратимые перемены, или восстановление, и то лишь частичное, прежних ценозов.

Изменения пищевого субстрата, являющиеся причиной сукцессии на небольших участках, также могут носить явно необратимый характер (развитие плодового тела грибов, разные фазы разложения трупов), и биоценозы не могут возвратиться здесь к прежней норме. В процессе развития дупла каштанов и ив, например, кислотность перегноя постепенно снижается, что ведет к снижению плотности заселения дупел личинками жуков-пыльцеедов (Alleculidae) и к увеличению численности личинок двукрылых (Diptera) (Кельнер — Пиллолт, 1950).

По мере разрушения сухой древесины, состав населяющих ее насекомых сильно изменяется, причем ход сукцессии сопровождается соответствующими новой обстановке морфологическими и физиологическими особенностями (Мамаев и Семенов, 1961).

Очень велики сукцессии во вторичных биотопах. Распашка целинных степей или выжигание леса и дальнейшие посевы на этих местах культурных растений вызывают коренные изменения биоценозов. Многие виды полностью вытесняются, виды, связанные с растениями, родственными посевным, получают благоприятные условия для размножения. Сукцессии, вызванные

хозяйственной деятельностью человека, имеют в энтомологии большое практическое значение, и влиянию хозяйственной деятельности человека будет посвящена отдельная глава.

Сукцессии во вторичных биотопах, в случае прекращения воздействия человека, носят часто очень кратковременный характер. На заброшенных после распахки землях, например, биоценозы, свойственные целине, восстанавливаются в течение всего нескольких лет и самое большее нескольких десятилетий (Медведев, 1959). Учеты насекомых на небольших (до 1 га) свекловичных и картофельных полях, проведенные в Чехословакии Новакон и Шкурави, показали, что после применения препаратов ДДТ для борьбы с вредителями численность хорошо летающих насекомых, относящихся к отрядам Diptera и Hymenoptera, полностью восстанавливается уже в течение недели, у насекомых, принадлежащих к отряду Homoptera, а также жуков (Carabidae) в 3—5 недель<sup>1</sup>.

Иногда различают эндогенные и экзогенные сукцессии, считая, что первые вызываются накоплением межвидовых противоречий в биоценозах, а вторые — причинами внешними, в частности изменением климата, однако это разделение искусственно и теоретически неправильно, так как всякие внешние изменения неизбежно влекут за собой и изменения отношений между компонентами биоценоза.

Быстрота реконструкции биоценоза зависит от быстроты изменения внешних условий, к которым должно приспособляться население того или иного биотопа. Если же какой-либо вид не может приспособиться к изменяющимся условиям среды, он должен или мигрировать в другие места, или обречен на вымирание. При переформировании биоценозов, вызванных проникновением новых видов организмов, последние предложено считать прогрессивными элементами биоценоза, а вытесняемые ими прежде здесь обитавшие виды ретрогрессивными (Коулес, 1911).

Примером быстрых сукцессий комплексов организмов местного характера на мелких участках могут слу-

жить трупы животных, на разных стадиях разложения, последовательно заселяемые разными комплексами организмов, из насекомых здесь сначала появляются мушкетеры и мертвоеды (виды родов *Necrophorus* T., *Silpha* L.), затем личинки мух сем. Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae и жуки карапузики (Histeridae), уже на совершенно высохших трупах поселяются кожееды (Dermestidae).

В сельскохозяйственной и лесной энтомологии существует термин «вторичные вредители», таковыми считают виды, избегающие нападать на здоровые, крепкие растения, но если эти растения предварительно были ослаблены вследствие каких-либо причин (например, вследствие предварительного нападения других вредителей), то они уже становятся привлекательными и доступными для вторичных вредителей. Вторичными вредителями в садах и лесах являются многие виды жуков короедов (Ipidae), златок (Buprestidae) и отчасти усачей (Cerambycidae). Их нападение на деревья нередко следует вслед за массовыми размножениями тлей, кокцидов или листогрызущих насекомых.

Некоторые короеды (*Ips typographus* L., *Polygraphus polygraphus* L., *Pityophthorus micrographus* Eggers., *P. trägardhi* Spess.), живущие на елях в Европе, появляются на деревьях не одновременно, а в определенной последовательности (в порядке перечисления названных нами видов), по мере ослабления деревьев ранее проникшими видами.

Согласно Винтерботтому (1922), в Австралии наблюдаются последовательная смена и усложнение комплекса насекомых, повреждающих зерно злаков на складах. Первыми нападают на зерно долгоносики рисовый (*Calandra oryzae* L.) и амбарный (*C. granaria* L.), за ними появляются булавосусый и каштановый мучные хрущаки (*Tribolium ferrugineum* F., *T. castaneum* Hbst.), которые готовят почву для обитания в зерне плоскотелок *Laemophloeus ferruginosus* Steph. И, наконец, уже в сильно поврежденном зерне начинает развиваться мельничная огневка (*Ephestia kuehniella* Zell.).

Во вторичных биотопах, формирующихся под влиянием хозяйственной деятельности человека, изменения могут происходить очень быстро, как это видно уже из ранее изложенных материалов.

<sup>1</sup> Из выступлений на XI Международном энтомологическом конгрессе, который проходил в августе 1960 г. в Вене.

Советскими учеными проделана за последнее время особенно большая работа по выяснению закономерностей формирования новых биоценозов при степных лесопосадках и при распашке целины (Мельниченко, 1949; Штейнберг, 1952; Бей-Биенко, 1957, 1961; Медведев, 1957; Григорьева, 1960; Яхонтов и соавторы, 1962 и др.). Примером влияния медленных вековых смен в биоценозах может служить описанное Шелфордом последовательное появление жуков скакунов (*Cicindelidae*) у озера Мичиган (1925) на участках песков, сохранившихся здесь со времени отступления льдов в послеледниковый период.

Ранее эти пески были покрыты водой. Позднее многие из песчаных участков покрылись зарослями тополей или смешанными тополевыми и сосновыми деревьями, на гребнях холмов растут сосновые леса. На открытых местах с частыми ветрами появились заросли злаков и дубовые леса. Для полосы песков близ воды характерны виды скакунов *Cicindela cuprascens* Lec., *C. hirticollis* Say. В биотопах со злаками и тополями обитает *C. formosa* var. *generosa* Dej.; в начальной стадии облесения песков, среди поросли молодых тополей, типична *C. lepida* Dej., а на гребнях холмов, после зарастания их сосновыми деревьями, появляется *C. scutellaris* Say. В рощах красного дуба держится *C. sexguttata* Fab. Поздние стадии формирования лесных биотопов на юге оз. Мичигана, с характерными для них лесами из белого дуба, для жизни скакунов вообще не пригодны и последние здесь отсутствуют.

В литературе имеется очень много примеров влияния ледникового периода на фауну насекомых.

Поскольку при сукцессиях смена биоценозов обнаруживает определенную правильность, последовательность появления различных комплексов организмов, в экологии возникло понятие о генезисе и стадиях развития биотопов и биоценозов. Стали различать старые и молодые биоценозы. Молодые биоценозы отличаются большей устойчивостью, чем старые, как в смысле численных соотношений между особями отдельных видов, так и в смысле самого видового состава биоценоза. Так, например, при лесных посадках в степи сначала в биоценозах присутствует еще большое количество степных видов насекомых, затем

некоторые из них приспособляются к новым условиям существования, тогда как более стенобионтные виды вымирают или мигрируют за пределы вновь возникшего биотопа. Путем миграций из других биотопов или путем заноса человеком при посадках появляются новые, не свойственные степи виды. Между вновь пришедшими и старыми видами возникают различного рода биотические связи.

Биоценозы старые обладают значительно большим постоянством видового состава организмов и численных соотношений особей отдельных видов.

Отсюда возникло представление также о завершающей стадии развития биотопов, которая была названа климаксом, и о заключительном сообществе видов (Шелфорд, 1926; Фридрикс, 1930; Кашкаров, 1933; Наумов, 1955 и др.).

Условия среды обитания, однако, не остаются постоянными ни в одном биотопе, а следовательно, должно идти и дальнейшее приспособление к этим изменениям всего комплекса организмов. Например, в молодой поросли лесов создаются определенные условия освещения, ветра и т. д., которые дают возможность существования определенным группам организмов, но и в старых лесах условия не остаются неизменными: одни деревья обгоняют в росте другие, условия освещения в разных участках изменяются, это влечет за собой усложнение биоценозов. На угнетенных деревьях появляются вторичные насекомые, погибшие деревья привлекают свой видовой состав насекомых и т. д.

Типичные черты структуры и генезиса биоценозов, кроме пищевых связей и других отмеченных выше факторов среды, в значительной мере зависят также от характера размещения отдельных видов на территории. Типичным чертам размещения и группировок насекомых на территории будет посвящена специальная глава.

На протяжении большинства биотопов встречаются небольшие участки, отличающиеся почвенными, микроклиматическими или иными условиями, например пятна засоленных почв среди полей, узкие ущелья в горах, разный характер песчаной пустыни (закрепленные растительностью песчаные холмы, движущиеся песчаные холмы — барханы, песчаная равнина) и т. д. Эти части биотопов предложено называть фациями.

В биогеографии к понятию о фациях близки географические ландшафты второго порядка.

Фации, в свою очередь, могут быть разделены на еще более мелкие подразделения, обладающие специфическим характером экологических условий (гниющие деревья в лесу, плодовые тела грибов, гнезда птиц, норы млекопитающих и т. д.). В. Н. Беклемишев (1959) предложил называть их микробиотопами, а комплекс организмов микробиотопов — микробиоценозами. Микробиоценозы, как правило, весьма недолговечны.

Все общие закономерности, относящиеся к биотопам в целом (взаимное ограничение численности особей отдельных видов, влияние соседних участков, сукцессии и проч.), относятся, конечно, и к фациям и к еще более ограниченным в экологическом смысле участкам. Естественно, что обмен видами между более специфическими участками менее выражен, а сукцессии более обычны, поскольку биоценоз здесь связан с более определенным комплексом условий.

Подобно расчленению биотопов на более мелкие подразделения, биотопы могут быть сгруппированы в более крупные территориальные объединения. В частности, многие экологи, применяя предложенную в 1924 г. терминологию Гессе, близкие биотопы объединяют в биохоры (степь, пустыня, лес, морской берег и т. д.), а биохоры — в биоциклы или жизненные области (суша, пресные воды, море).

В экологии применяется также термин «зона жизни», однако содержание его понимается разными экологами не одинаково. Меррием (1890, 1892, 1894, 1898), впервые предложивший этот термин, как и очень многие позднейшие авторы, подразумевает под этим термином вегетационно-температурные пояса суши (но подчеркивая ведущее влияние температуры, все авторы, в том числе и сам Меррием, начиная с 1898 г., делают поправку на влажность). При таком понимании зон жизни этот термин встретил обоснованные возражения (см., например, Шелфорд, 1926; Наумов, 1955), поскольку гидротермический режим является далеко не единственным условием в экологическом комплексе условий на любой территории.

Другие авторы (например, Кашкаров, 1933) включают в это понятие весь комплекс экологических условий, признавая ведущее значение температуры, количества и распределения осадков. Зонами жизни, с точки зрения этих авторов, являются, например, степи, пустыни, альпийские луга. Как видим, понятие зон жизни в данном случае смыкается с понятием биохоров.

Можно говорить с экологической точки зрения и о еще более крупных подразделениях с более или менее типичными комплексами организмов и с характерными чертами их взаимосвязей со средой, именно о литосфере, т. е. толще земной коры, о гидросфере — водоемах (соленых и пресных) и об атмосфере, вернее о тропосфере — нижней части воздушного пространства земного шара.

В пределах литосферы организмы обнаружены до глубины 2—3 км (микроорганизмы нефтеносных слоев), насекомые населяют преимущественно лишь поверхность и верхние почвенные слои до глубины 30—40 см. Некоторые виды могут обитать и на значительно больших глубинах, например жук кравчик (*Lethrus apterus* Laxm.) устраивает норки, в которых идет развитие его личинок, на глубине до 50 см; гнезда некоторых муравьев (Formicidae) и термитов (Isoptera) распространяются на глубину до 3—4 м, а в норах грызунов встречаются насекомые, особенно блохи (Aphaniptera), и до глубины 8 м.

При исследованиях в арктических областях были обнаружены растительные и животные организмы на больших глубинах океана (до 10 км), но насекомые приурочены преимущественно к верхним слоям пресных водоемов, причем постоянно находятся в воде лишь личиночные стадии и некоторые куколки.

В имагинальном состоянии насекомые могут находиться в водной среде лишь более или менее ограниченное время, до тех пор, пока не будет израсходован кислород, находящийся в их трахеях и в особых приспособлениях снаружи тела. Лишь у некоторых веснянок рода *Taeniopteryx* Pictet. имеются трахеальные жабры и у имаго.

Что касается тропосферы, то, по существу, нет организмов, которые всю свою жизнь проводили бы в отрыве от почвы, воды или их поверхности, так как в

воздухе они не имеют пищевых запасов. В воздухе живые организмы могут встречаться, будучи занесенными туда сильными воздушными течениями (ветрами), на высоте до 10—15 км над поверхностью почвы (на такой высоте были обнаружены некоторые микроорганизмы). Основная масса насекомых встречается не выше 70 м над поверхностью почвы, но было доказано, что хлопковую моль (*Pectinophora gossypiella* Saund.) иногда заносит ветром на высоту до 1 км (с воздушными течениями из Мексики в США). Некоторые насекомые были обнаружены в воздушных слоях (при ветре) и на высоте 4—5 км (Шелфорд и Паулер, 1926).

Все наполненное органической жизнью пространство земного шара (гидро-, лито- и тропосфера) составляет биосферу. Появление живых организмов на земле, а следовательно, и появление биосферы относят к периоду 1,5—4 млрд. лет тому назад (Вернадский, 1936 и др.). По мере эволюции органического мира во взаимодействии с неорганической средой, состав биосферы и формы взаимоотношений отдельных видов организмов и их комплексов между собой и абиотической средой, естественно, непрерывно усложняются.

Первые насекомые появились еще в девонском периоде палеозойской эры. Древность девонского периода определяется от 310 до 275 млн. лет до н. э.

Наиболее быстрые процессы дифференциации среди насекомых, а следовательно, и среди тех организмов, с которыми эти насекомые тесно связаны, начались со второй половины мелового периода мезозойской эры, с появлением на земле цветковых растений. Возраст этого периода радиоактивным методом оценивается теперь от 110 до 70 млн. лет до н. э.

## Глава 4

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НАСЕКОМЫХ

*Экологические ниши и зональная смена стадий. Жизненные формы и их классификации. Морфоэкологические типы. Экологический викариат.*

Биологические свойства видов, исторически создавшиеся в соответствии с внешней средой их существования, в частности, их физиологические потребности, а также внутривидовые и межвидовые связи, повели к экологической специализации каждого вида. Это определило роль и место отдельных видов в биоценозе. Размещение вида в биотопе, положение его среди биоценоза получило название экологической ниши. Термин этот был введен в 1928 г. Гринеллом, хотя без добавления слова «экологическая» был применен в том же смысле уже на год ранее Элтоном, подчеркивавшим, что ниша животного «это значит место в живом окружении, его отношение к пище и врагам».

В недавнее время (1949, 1950) О. Парк предложил расчленить понятие об экологической нише на «пищевую нишу» и «нишу местообитания». Под пищевой нишей он понимает место питания, а при определении ниши местообитания подчеркивает значение укрытия от врагов и места размножения. В качестве примеров ниш местообитания он приводит моховые подушки тундры, сплетения корней в лесах, плодовые тела грибов, дупла деревьев и т. д. Такая дифференциация экологических ниш, конечно, искусственна (по крайней мере в отношении насекомых), так как местонахождение вида в живом и неживом окружении определяется не

одним отдельным фактором, а сочетанием факторов внешней среды.

В комплексе условий среды, определяющих размещение большинства насекомых по тем или иным экологическим нишам, наибольшее значение чаще всего имеет характер питания. Например, капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.), капустная тля (*Brevicoryne brassicae*, L.), большинство видов жуков листоедов рода *Phyllotreta* питаются только на листьях крестоцветных растений, заселяют в биотопе растения этого семейства и принадлежат к очень сходным экологическим нишам или даже к одной экологической нише. В яйцевых кубышках пруса (*Calliptamus italicus* L.) паразитируют личинки жуков нарывников (*Mylabris jrolovi* Germ., *M. quadripunctata* L.), красноголовый шпанки (*Epicauta erythrocephala* Pall.), мух бомбиллид (*Anastoechus nitidulus* F., *Callistoma desertorum* Lw., *Cytherea setosa* Par., *Anthrax jasykovi* Par.); всех их также можно отнести к одной общей экологической нише.

Различные, далеко не родственные в смысле таксономической системы, виды насекомых могут занимать сходные экологические ниши, как отчасти видно уже и из приведенных примеров. С другой стороны, близкие в систематическом смысле виды нередко приурочены к очень разнохарактерным экологическим нишам. Так, например, пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.) связан со злаковой растительностью, а *H. subtilissimus* Hal., с деревьями и кустарниками; гусеницы люцерновой чехликовой моли (*Coleophora cartilaginella* Christ.) развиваются на люцерне, а чехликовой моли того же рода — *C. hemerobiola* Fil. на яблонях и отчасти на других деревьях.

Стенобионтные и преимущественно гомоценные виды имеют узкие экологические ниши, эврибионтные — более широкие. Так, например, всходовый люцерновый слоник (*Sitona cylindricollis* Fahr.), живущий, кроме люцерны, и на других бобовых растениях, занимает более широкую экологическую нишу по сравнению с долгоносиком фитонусом (*Phytonomus variabilis* Hbst.), обитающим только на люцерне. Гусеницы люцерновой совки (*Chloridea dipsacea* L.), занимают еще более широкую экологическую нишу, развиваясь и на

многих других растениях, кроме бобовых. Гусеницы урюковой совки (*Calymnia subtilis* Stgr.) связаны с почками, листьями, цветками и плодами абрикоса, личинки же абрикосового слоника (*Rhynchites auratus* sp. sp. *ferghanensis* Nevs.) только с ядрышком плодов абрикоса.

Поскольку связи с различными факторами среды у разных фаз развития одного и того же вида насекомых могут быть очень разнохарактерными, они занимают в таком случае и различные экологические ниши. Примерами могут служить хотя бы личинки комаров (Culicidae) и стрекоз (Odonata), развивающиеся в воде, и взрослые комары и стрекозы; или личинки оводов (Oestridae), паразитирующие на млекопитающих, и свободно живущие, не принимающие пищи взрослые оводы.

Экологические потребности широко распространенных видов насекомых не остаются неизменными в различных ландшафтно-географических зонах. Одни и те же виды в разных зонах жизни могут поэтому быть приурочены к разным экологическим нишам или в одних зонах они могут занимать более широкие экологические ниши, чем в других. Так, например, короед *Ips typographus* L. в Европейской части СССР и в Сибири заселяет, как правило, ель, на Кавказе же — сосну. Другой короед — *Ips sexdentatus* Boern., наоборот, развивается в Европейской части СССР на сосне и только в редких случаях поселяется на ели, на Кавказе он развивается на ели, в Сибири предпочитает кедр, хотя живет также и на сосне и ели (Старк, 1952).

Согласно Л. П. Каландадзе, И. Д. Батиашвили, Э. Я. Небигеридзе и Н. В. Надирадзе (1957), гусеницы кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.) во влажных субтропиках Аджарской и Абхазской АССР обычно не взгрызаются внутрь стеблей и початков кукурузы, как это типично для настоящего вредителя в более сухом климате, а держатся открыто. Прус (*Calliptamus italicus* L.) в Средней Азии обитает на орошаемых участках с богатой растительностью, но в Западной Сибири он держится на более сухих, песчаных, прогреваемых солнцем местах (Бей-Биенко, 1930). Многие почвенные насекомые, имеющие широкий ареал, во влажных местах предпочитают более прогреваемые песчаные

почвы, а в более сухих районах — почвы суглинистые (Гиляров, 1939, 1954). Настоящая закономерность, выявленная Г. Я. Бей-Биенко (1930, 1960), получила по его предложению название правила смены стадий и объясняется в основном температурным режимом и режимом влажности вегетационного периода в различных зонах (рис. 11).

Ошибочные представления о насыщенных и ненасыщенных биоценозах, о которых говорилось в предыдущей главе, повели некоторых зарубежных экологов

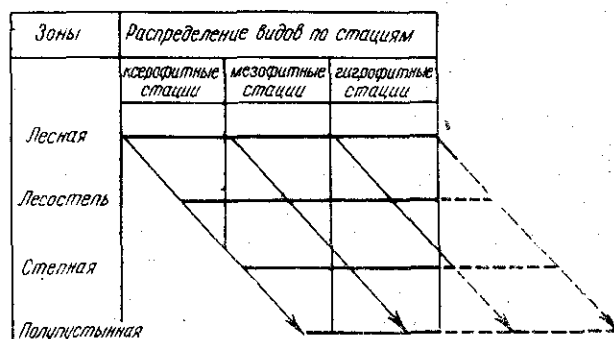


Рис. 11. Диаграмма зональной смены стадий (по Бей-Биенко)

к таким же ошибочным представлениям о занятых и свободных, или пустых экологических нишах. Последние предполагаются лишь в ненасыщенных биоценозах. Эти ошибочные теоретические представления отражаются и на практике. Проблема акклиматизации новых животных согласно этому ошибочному представлению должна сводиться лишь к поиску свободных ниш.

Ошибочность представлений о свободных нишах видна хотя бы на примере расселения очень серьезного вредителя хлопчатника — розового червя (*Pectinophora gossypiella* Saund.). Гусеницы этого вредителя развиваются в коробочках хлопчатника, которые никак не могут быть признаны за свободные ниши, поскольку они во всем хлопковом поясе земного шара поражаются целым рядом видов насекомых, грибных и бактериальных организмов, причем многие из них при благоприятных сочетаниях факторов окружающей среды способны

к массовым размножениям. Розовый червь акклиматизировался и стал серьезным вредителем во всех странах, куда он был занесен или непосредственно из мест его происхождения в Индии, или из другой страны, куда он проник из Индии ранее (рис. 12). Несостоятельность представления о свободных и занятых нишах в энтомологии доказана и многочисленными примерами удачной интродукции в новые места паразитов и хищников вредителей сельскохозяйственных растений, о которых упоминалось в предыдущей главе.

Понятие об экологической нише тесно связано с другим экологическим понятием о жизненной форме организмов. Термин «жизненная форма» впервые был применен еще в 1806 г. Гумбольдтом, обратившим внимание на приобретенные растениями, в связи с условиями среды, различные характерные физиологические и морфологические особенности, независимо от принадлежности к той или иной таксономической группе. Позднее это понятие получило дальнейшее развитие и стало применяться не только по отношению к растениям, но и к животным.

Виды, обитающие в сходных условиях среды, занимающие однородные экологические ниши, в силу диалектического закона о единстве формы и содержания, обладают и определенными характерными для них приспособительными морфологическими признаками. Энгельс в «Диалектике природы» писал: «Вся органическая природа является одним сплошным доказательством тождества или неразрывности формы и содержания. Морфологические и физиологические явления, форма и функция обуславливают взаимно друг друга»<sup>1</sup>.

Жизненная форма вида — это исторически сложившийся комплекс его биологических, физиологических и морфологических свойств, обуславливающий определенную реакцию на воздействие среды.

Поскольку потребности различных видов насекомых по отношению к внешней среде чрезвычайно разнообразны и занимаемые ими экологические ниши очень разнообразны, среди насекомых наблюдается и большое разнообразие жизненных форм.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1952, стр. 247.



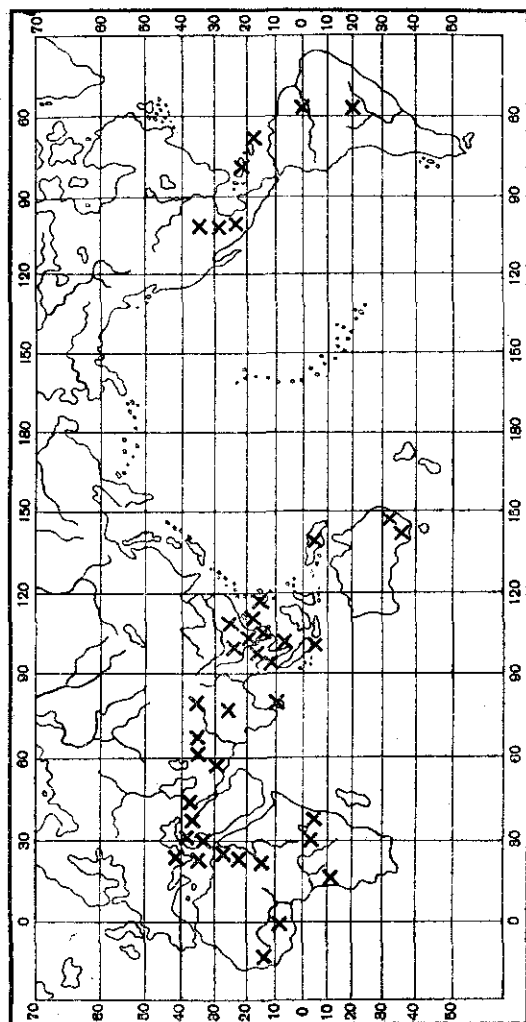


Рис. 12. Места современного расселения розового червя *Pettinohora gossypiella* Saund. (опир.)

К различным категориям жизненных форм у насекомых относятся следующие.

1. Геобионты — обитатели почвы, которые могут быть подразделены на несколько более мелких группировок:

а) ризобионты — насекомые, связанные с корневой системой растений: корневые тли, некоторые личинки жуков долгоносиков (*Curculionidae*) и златок (*Buprestidae*) и проч.;

б) сапробионты — обитатели разлагающихся органических остатков: личинки жуков бронзовок (*Cetoniini*), многих мух (*Diptera*) и др.;

в) сирфетобионты, или копробионты, — жители навоза, в том числе навоза, заготавливаемого некоторыми жуками навозниками (*Coprinae*) для питания их личинок;

г) ботробионты — обитатели нор, например, личинки жуков кравчиков (*Lethrini*), питающиеся заготовленной жуками пищей, а отчасти и взрослые кравчики; личинки жуков маек (*Meloe* sp. sp.), развивающиеся в гнездах земляных пчел за счет пыльцы и нектара цветков, заготовленных пчелами, и т. д.;

д) планофилы — насекомые, которым свойственно частое передвижение; например, хищные жужелицы (*Carabidae*).

Выделение такой группы жизненных форм насекомых, конечно, не означает неподвижности других геобионтов, но подчеркивает типичное свойство этой группы, поведшее к специфическим морфобиологическим особенностям.

2. Эпигеобионты — насекомые, держащиеся на более или менее открытых участках поверхности почвы. Здесь также можно наметить несколько подчиненных группировок, например:

а) псаммобионты — насекомые, приспособленные к жизни на песчаном субстрате; некоторые виды жуков чернотелок (*Tenebrionidae*), саранчовые рода *Hyalorrhapis* Sauss. и др.;

б) петробионты — обитатели каменистых участков, например, саранчовые рода *Pezotmethis* Uv.

в) галобионты — жители засоленных участков почвы, например, клоп *Halosalda lateralis* Fall. или жужелица *Dyschirius salinus* Schaum.

3. Герпетобионты — насекомые, живущие среди растительных и иных органических остатков на поверхности почвы, например, под олавшей листвой и т. д., причем обитателей лесной подстилки обычно называют стратобионтами.

Некоторые экологические группировки насекомых, свойственные геобионтам, встречаются и среди герпетобионтов, но представлены здесь обычно другим комплексом видов, как, например, сапробионты: некоторые трипсы (*Thysanoptera*), личинки многих двукрылых (*Diptera*), египетский таракан (*Polyphaga aegyptiaca* L.) и др., или планофилы: многие жуки семейства *Staphylinidae*, жужелицы (*Carabidae*).

Сирфетобионты (копробионты) даже более обычны здесь, чем среди почвенных слоев, например, жуки карапузики (*Histeridae*), навозники (*Coprinini*), многие личинки мух сем. *Sarcophagidae* и *Muscidae*.

4. Хортобионты — обитатели травяного покрова. Среди хортобионтов можно различить такие группировки:

а) эктобионты, держащиеся на поверхности растений, это очень разнохарактерная и обширная группировка, которая в соответствии с особенностями питания легко подразделяется на фитофагов, питающихся растительной пищей, и энтомофагов, ведущих паразитический и особенно хищный образ жизни;

б) эндобионты — обитатели толщи листьев, стеблей, бутонов, плодов, разрастаний тканей растений, вызванных насекомыми (галлов).

В качестве примеров обитателей толщи листьев можно назвать хотя бы личинок ячменной минирующей мухи (*Hydrellia griseola* Fall.) или живущих в листьях выюнка гусениц моли *Nepticula freyella* Heyd.

Внутри стеблей живут, например, личинки хлебных блошек — листоедов *Chaetocnema aridula* Gyll. и *Ch. hortensis* Geoffr., личинки хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.) или личинки кунжутной златки (*Acmaeodera ballioni* Gangl.). В бутонах и плодах развиваются, например, гусеницы беленной совки (*Chloridea peltigera* Schiff.), личинки сафлорных слоников (*Larinus syriacus* Gyll., *Bangasternus orientalis* Cap.), многие виды личинок мух пестрокрылок (*Trypetidae*). Галлы образуют на травянистых растениях многие галлицы (сем. *Ionididae*)

или личинки перепончатокрылых родов *Harmolita* Motsch. и *Philachyra* Hal. и многие другие насекомые.

К эндобионтам принадлежат также личинки паразитических насекомых, живущие внутри тела других животных (в том числе других насекомых).

5. Тамнобионты — обитатели кустарников и дендробионты — обитатели деревьев, обе эти группы сливаются в единую категорию жизненных форм, поскольку насекомые, живущие как на деревьях, так и на кустарниках, имеют примерно одинаковые черты приспособлений к внешней среде.

Среди этой категории также можно наметить несколько групп жизненных форм. Как и среди хортобионтов, имеются эндо- и эктобионты, но имеется еще и влияние ярусности (различные высотные зоны ствола и ветвей) в заселении деревьев и кустарников.

Кроме того, насекомые, живущие внутри ствола и ветвей, дифференцируются также на обитателей коры, например, личинки жуков короедов (подсем. *Irinae*), луба — личинки жуков лубоедов (подсем. *Hylesinae*), заболони — личинки жуков заболонников (подсем. *Scolytinae*).

В качестве примеров обитателей древесины (живой) можно назвать многих жуков усачей или дровосеков (*Cerambycidae*), или личинок жуков златок (*Buprestidae*).

6. Для обитателей отмершей древесины как в различных фазах ее разложения, так и технической, устанавливается особая категория жизненных форм — ксилобионты — примерами могут служить жуки семейств *Bostrychidae*, *Anobiidae*, некоторые муравьи (*Formicidae*), или пчелы рода *Xylocopa* Latr.

7. Гидробионты — водные насекомые, сюда относятся следующие основные группировки жизненных форм:

а) аягонектобионты — жители кратковременных скоплений воды, луж и т. п., как, например, личинки некоторых комаров (*Culicidae*);

б) бентос — обитатели дна водоемов: личинки поденок (*Ephemeroptera*), личинки *Tendipedidae* и др.;

в) планктон — формы, пассивно плавающие в толще воды, сюда из насекомых относят, например,

личинки комаров рода *Chaoborus* Licht., *Cryophila lapponica* Mart., некоторых видов рода *Corethra* Mgn.;

г) субнектон — активно плавающие в воде формы, которые подразделяются на обитателей поверхностного слоя воды, как, например, личинки комаров *Anopheles* Mgn., *Dixa* Mgn. и обитателей остальной толщ воды, как жуки плавунцы (*Dytiscidae*);

д) супранектон — формы, держащиеся на поверхности воды, например, жуки вертячки (*Gyrinidae*).

Отмечая вышеуказанные категории и крупные группировки жизненных форм у насекомых, следует иметь в виду, что вполне установившейся классификации их еще не создано, что для этого необходима еще большая дополнительная исследовательская работа.

В основу классификации наиболее крупных категорий жизненных форм, как видим, положено ярусное распределение насекомых в биотопах, поскольку оно в большой степени отображает комплексное влияние внешней среды и на отдельные виды и на их группировки.

Жизненные формы насекомых могут находиться в большой зависимости от какого-либо одного ведущего фактора среды, например от интенсивности освещения. Обитателей темных или сильно затененных мест называют фотобами; насекомых, предпочитающих освещенные солнцем места, — фотофилами. Многие экологи подчеркивают большую роль влажности. Насекомых сухолюбивых называют ксерофилами, влаголюбивых — гигрофилами, предпочитающих умеренную влажность — мезофилами. Все эти экологические группировки могут найти место и в намеченных категориях жизненных форм. Могут быть, например, ксеро-, мезо- и гигрофилы среди геобионтов, эпигеобионтов, герпетобионтов, хортобионтов, ксилобионтов и т. д., равно как среди хортобионтов, дендробионтов, тамнобионтов и гигробионтов могут встречаться как фотобии, так и фотофилы.

В специальной части книги влияние отдельных факторов среды на насекомых будет освещено подробнее.

Конвергентные признаки строения организмов, обусловленные аналогичными реакциями на условия среды обитания, характеризуют их морфоэкологические типы.

Так, например, насекомые, связанные во взрослом состоянии с передвижениями в почве или в навозе, имеют передние ноги копательного типа (*pedes fossorii*) — пластинчатопусые жуки (*Scarabaeidae*) и медведки (род *Gryllotalpa* Latr.).

Насекомые, связанные во взрослом состоянии с жизнью в воде, например водяной клоп (*Notonecta glauca* L.) и жук плавунец (*Dytiscus marginalis* L.), имеют приспособления для запаса воздуха перед погружением в воду, уплощенные задние ноги плавательного типа (*pedes natatorii*), обтекаемое тело.

Самки насекомых, откладывающие яйца внутри какого-либо субстрата: кузнечики (*Tettigoniidae*) — в почву, рокохвосты (*Siricidae*) — внутри растений, паразиты наездники (семейства *Ichneumonidae* и *Braconidae* и др.) — внутри тела своих хозяев, имеют соответствующей длины яйцеклад (*ovipositor*).

Насекомые, совершающие длительные или быстрые полеты, в связи с сильным развитием дорзовентральных мышц, имеют для их прикрепления выросты кожных покровов внутри второго и третьего грудных сегментов, а на трахеях — местные расширения (воздушные мешки) для запаса воздуха. Примерами могут служить азиатская саранча (*Locusta migratoria* L.), бабочки бражники (*Sphingidae*) или домашняя пчела (*Apis mellifera* L.).

Характерной морфологической особенностью насекомых — псаммофилов является наличие на теле (особенно на ногах) щетинок, волосков или шипиков, помогающих удерживаться на сыпучем грунте и отталкиваться от него при передвижении.

В качестве яркого примера приспособления насекомых к жизни в сыпучих песках Л. В. Арнольди (Виноградов и соавторы, 1948) указывает на клопов рода *Stibaropus* Dall., все строение тела которых и особенно строение ног позволяет насекомому быстро зарываться в песок (рис. 13).

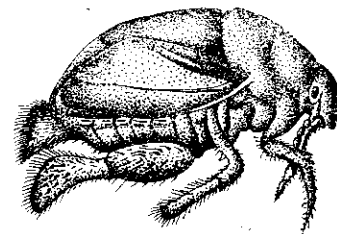


Рис. 13. Клоп *Stibaropus hohlbecki* Kir. (по Арнольди)

Согласно сравнительному изучению морфологии насекомых — ксилобионтов, проведенному Мамаевым и Семеновым (1961), у личинок, живущих в сухой древесине, развиты различные опорные кутикулярные приспособления (шпы и ребра); при потере древесинной первоначальной прочности она заселяется личинками с характерной С-образной формой тела, у обитателей древесной трухи кутикула совершенно гладкая.

Среди трипсов (*Thysanoptera*) обитатели коры деревьев, обитатели цветков и листьев и очень подвижные хищники отличаются друг от друга многими характерными признаками строения кожных покровов и мускулатуры; О. И. Ивановская (1960) отметила у ксерофильных тлей ряд морфологических особенностей, связанных с сохранением влаги; Г. Я. Бей-Биенко (1951) выделил наиболее характерные признаки строения для саранчовых (*Acridodea*) геобионтов, герпетобионтов, псаммофилов, тамнобионтов; И. Х. Шарова (1960) установила девять морфоэкологических типов личинок жуков-жужелиц (*Carabidae*), в связи с особенностями их образа жизни; многие приспособительные признаки почвенных насекомых были указаны М. С. Гиляровым (1942, 1949). По вопросу об адаптивных признаках строения насекомых имеется к настоящему времени довольно обширная литература.

По характерным приспособительным признакам строения насекомых можно определить типичные черты их жизнедеятельности и мест обитания, как это можно видеть из вышеприведенных примеров.

Понятие о морфоэкологическом типе очень близко к понятию о жизненной форме, но в первом случае акцентируются морфологические признаки — форма, а во втором — ее содержание.

При установлении жизненных форм следует учитывать лишь адаптивные к данным условиям среды, а не все обусловленные филогенезом, морфологические или биологические признаки.

Конечно, при сходстве морфоэкологических типов в каких-либо одних, хотя бы и очень типичных, чертах строения или поведения могут наблюдаться весьма глубокие отличия в других чертах, так как любой вид, приспособляясь к среде своего обитания, имеет и черты, обусловленные его филогенезом. Некоторые веслоногие

ракообразные (*Copepoda*) и личинки первого возраста перепончатокрылых насекомых рода *Platygaster* Latr., паразитирующие в полужидком содержимом яиц бабочек, эмбриональное развитие которых еще почти не начиналось, имеют, например, много общих приспособлений к жизни в жидкой и полужидкой среде, хотя принадлежат даже к различным классам животных и имели свой путь филогенеза. Может быть даже, кроме приспособительных признаков к жизни в подобной по консистенции среде, у них и трудно найти еще какие-либо другие аналогичные морфологические или физиологические черты.

Все животные имеют тенденцию к расселению на более широкую территорию, но не при всяких новых условиях среды они могут выживать. Учитывая это, некоторые авторы вопрос о жизненных формах по существу сводили или к избирательной способности животных к комплексу внешних условий (Эйгенманн, 1908, например, подчеркивал, что различные признаки организмов становятся адаптивными только благодаря выбору ими соответствующего места обитания), или к пассивному расселению и дальнейшему естественному отбору, выживанию наиболее приспособленных форм (например, Девенпорт, 1903). Такие взгляды не только односторонни, но и принципиально ошибочны, так как в основе их лежит отрицание роли среды в формировании жизненных форм. Возникновение тех или иных адаптивных признаков под влиянием взаимосвязей со средой теперь может считаться доказанным и это весьма существенно для понимания жизненных форм. Наиболее прочные элементы в цепях питания и экологических нишах — жизненные формы, сформировавшиеся в данном биотопе.

Что касается морфологических приспособительных признаков (морфо-экологических типов), то их формирование при перемене условий среды обитания насекомых должно отставать от формирования признаков физиологического порядка и перемен в образе жизни. Согласно диалектическому закону о единстве формы и содержания, всякое развитие начинается с изменения содержания, а создающиеся противоречия между формой и функцией ведут в дальнейшем к изменению формы. Это можно иллюстрировать вышеуказанными примерами к правилу

смены стадий. Они говорят о новых приспособлениях в образе жизни насекомых, которым пока еще не сопутствуют морфологические изменения.

Шелфорд (1911, 1912, 1913) в свое время рекомендовал иное понятие, несколько напоминающее жизненные формы, для которого он предложил термин *морес* (множественное число от латинского слова *mos* — поведение, обычай). Морес — это группы организмов со сходными физиологическими и экологическими потребностями, причем наряду с возможностью разных морес в популяции одного вида возможны и одинаковые морес у разных видов (степные, пустынные морес и т. д.). В работе 1911 г. он оттенял, что понятие морес противопоставляется форме и формам. Такой отрыв формы от содержания, конечно, принципиально ошибочен.

С другой стороны, так же ошибочно было бы характеризовать жизненную форму только лишь морфологическими чертами, без учета образа жизни насекомого. Это особенно отчетливо можно видеть, когда сходные признаки имеют совершенно различное биологическое значение. Например, среди насекомых широко распространено явление *мимикрии*, внешнего сходства видов, менее защищенных с более защищенными или с неодушевленными предметами. Например, некоторые мухи журчалки (*Syrphidae*) очень похожи на жалящих перепончатокрылых — ос (*Vespidae*) (рис. 14) и пчел (*Apidae*) (рис. 15), или не ядовитая бабочка *Ophthalmus* очень похожа на другую ядовитую бабочку *Artaxa* (рис. 16), хотя осы и пчелы и *Artaxa*, с одной стороны, и журчалки и *Ophthalmus*, с другой, имеют, несомненно, совершенно иные связи со средой.

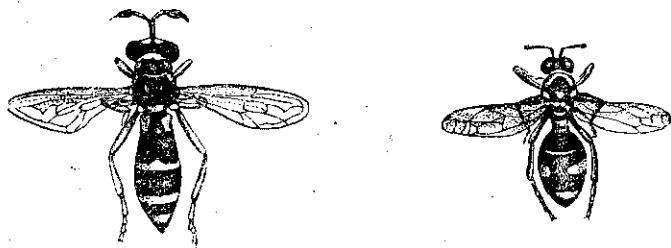


Рис. 14. Муха журчалка *Cerioides sartorum* Smirn. (слева) и оса *Odynerus* sp. (справа) (ориг.)

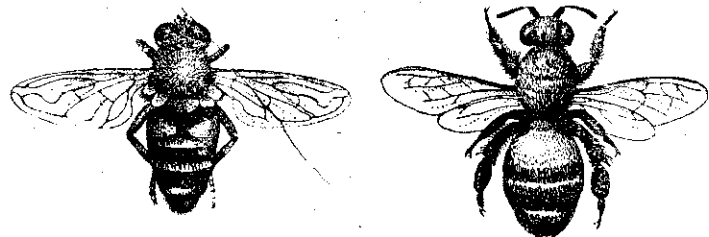


Рис. 15. Муха журчалка *Eristalis tenax* L. (слева) и медоносная пчела (справа) (ориг.)

В связи с понятием о жизненных формах стоит давно известное явление экологического *викариата*, когда в сходных экологических условиях далеко отстоящих друг от друга географических местностей возникают формы, близкие по своему строению. Так, например, в Европейской части Союза ССР и в Западной Европе широко распространен ягодный клоп (*Dolycoris baccarum* L.), в Средней Азии, Иране и Афганистане его замещает викарный вид — горный клоп (*D. penicillatus* Horv.). Оба они имеют весьма сходный образ жизни, занимают однородные экологические ниши и морфологически очень близки. Викарными могут быть не только виды, но и роды и группы более крупных систематических объединений, например, викарные, по видимому, роды саранчовых *Melanoplus* Stal. в Америке и *Caliptamus* Serv. в Европе и Азии или *Epicometis* Burm. в Европе, Средней Азии и ближневосточных странах. Род жуужелиц *Carabus* L. распространен в Палеарктике и Мексике, в Южной Америке он заменен родом *Ceroglossus*.

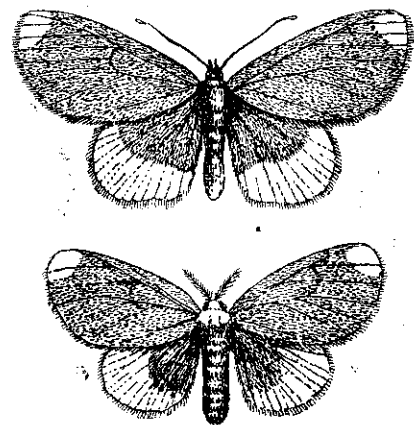


Рис. 16. Ядовитая бабочка *Ophthalmus* (сверху) и «подражающая» ей бабочка (внизу) (по Уоллесу)

Экологический викариат, так же как и приобретение различными видами животных в одной и той же местности подобных черт строения и жизнедеятельности, обусловлен параллелизмом при филогенетическом развитии тех или иных видов или тех или иных систематических групп животных в сходных условиях окружающей среды.

## Глава 5

### РАЗМЕЩЕНИЕ И ПЕРЕМЕЩЕНИЕ НАСЕКОМЫХ НА ТЕРРИТОРИИ. ФОРМИРОВАНИЕ НОВЫХ РАС И ВИДОВ

*Внутривидовые группировки и характерные черты размещения насекомых в потоках миграции за пределы биотопа и изменения межвидовых связей в биотопах. Влияние разобщения экологических популяций на биологические свойства видов. Биологические расы и виды и образование новых форм в системе насекомых. Вертикальная ярусность фаунистических комплексов. Индивидуальные, популяционные и видовые местообитания и ареалы видов. Зависимость ареалов паразитных видов от ареала их хозяев. Пульсации границ ареала.*

Кроме приуроченности разных жизненных форм к различным экологическим нишам в биотопах, где жизненные потребности того или иного вида находятся в соответствии с внешней средой, о чем говорилось в предыдущей главе, следует учитывать, что каждый из этих видов образует известного рода внутривидовые группировки, обеспечивающие размножение, оптимальную жизнедеятельность и расселение вида по территории.

Обычная среди высших животных (особенно птиц) группировка — объединение самцов и самок в пары для совместной жизни в период их размножения, у насекомых не обнаружена. Это, по-видимому, стоит в связи с краткой, как правило, имагинальной жизнью насекомых. Многие насекомые переходят во взрослую фазу уже с вполне развитыми половыми продуктами и сразу способны к оплодотворению. В имагинальной фазе некоторые насекомые даже не питаются и нередко имеют неразвитый ротовой аппарат. Минимально жизнь взрослых насекомых длится всего несколько часов, например

у поденок (Ephemeroptera) или некоторых бабочек из семейства Psychidae.

Если же у насекомых развитие яиц требует известного времени и завершается не только за счет жирового тела, накопленного в личиночный период, а и за счет так называемого дополнительного питания (питания от линьки на имаго до яйцекладки), или если насекомые откладывают яйца два или несколько раз в своей жизни и после каждой яйцекладки наступает период возобновительного питания, или если яйца новообразуются и в период яйцекладки, то насекомые во взрослой стадии живут дольше, но все же, как правило, не более нескольких недель или 1—2 месяцев. Правда, среди насекомых есть немногие виды, имагинальная стадия которых длится несколько лет, например некоторые виды жуков слоников (Circulionidae), но и такие виды не ведут сколько-нибудь длительного совместного существования парами.

Многokrратно оплодотворяющимся насекомым свойственна полигамия (самцы спариваются с разными самками, самки — с разными самцами, а число самок у многих, даже не способных к партеногенетическому развитию, видов преобладает над числом самцов).

Объединение животных в пары для совместной жизни не равнозначно, конечно, объединению их только на период копуляции.

В тот или иной период жизни многие виды насекомых образуют скопления и стада или стаи, некоторым видам свойственна колониальная жизнь. Скопления насекомых в определенных местах биотопа связаны обычно с избирательной их способностью, с группировками на участках, где их жизненные потребности удовлетворяются наиболее полно. Таковы, например, наблюдавшиеся автором в Чаткальском хребте скопления бабочек боярышниц (*Aporia crataegi* L.) в наиболее влажных местах у водоемов; скопления стрекоз (Odonata) в местах с наличием для них наибольшего количества пищи (мелких насекомых) и мест для размножения (водоемов); скопления муравьев (Formicidae) на растениях, заселенных тлями, где они используют сахаристые, сладкие экскременты тлей. Многие подобные скопления носят более или менее

кратковременный характер. Особи вида разлетаются или расползаются из скоплений, состав скоплений почти непрерывно возобновляется за счет исчезновения одних особей и за счет прилета новых.

К кратковременным скоплениям можно отнести также наблюдающиеся иногда в жаркие часы суток концентрации насекомых на затененных участках почвы или растений, что особенно характерно для пустынных территорий с малым числом затененных участков, или концентрации их в прохладные утренние часы, особенно ранней весной, на наиболее прогреваемых участках. Но если достаточно благоприятные условия удерживаются на том или ином участке длительное время, наличие скоплений особей тех или иных видов может быть столь же длительным. Некоторые скопления носят сезонный характер.

Так, например, жуки кокцинеллиды *Hippodamia convergens* Guer. в скалистых горах на юге Калифорнии, *Brumus octosignatus* Gebl. и *Semiadalia undecimnotata* Schneid. в горах Средней Азии собираются на зимовку в большие плотные скопления по несколько десятков и даже сотен тысяч экземпляров вместе, что обеспечивает им наиболее выгодный температурный режим и оптимальный темп метаболизма, позволяющий экономнее расходовать резервные вещества (Яхонтов, 1950). На период зимовки многие насекомые скрываются в наиболее защищенные от ветров и морозов места, образуя сезонные скопления на определенных участках, например, указанные в главе 3 зимовки вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) и горного клопа (*Dolycoris penicillatus* Horv.) или скопления различных насекомых (Hemiptera, Coleoptera, Diptera и др.) под чешуйками коры деревьев, в трещинах почвы и т. д.

Вышеприведенные примеры скоплений насекомых относились к их имагинальной фазе развития; еще более часты скопления насекомых в пределах одного и того же биотопа или одних и тех же фаций в преимагинальных стадиях — яйца и личинки, а иногда и куколки. Очень многие насекомые откладывают яйца помногу вместе; например, в кладке жука бахчевой коровки (*Epilachna chrysomelina* F.) содержится до 50 яиц, в кладке бабочки капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) — от 15 до 200 яиц, а иногда и более, в кладке бабочки

боярышницы (*Aporia crataegi* L.) — от 30 до 200 яиц, бабочка карадина (*Laphygma exigua* Hb.) откладывает до 250 яиц вместе, а непарный шелкопряд (*Porthetria dispar* L.) — даже до 500.

Иногда разные самки одного вида насекомых яйца откладывают поблизости, что обуславливается недостатком мест с пригодными экологическими условиями для их развития или развития будущих личинок, или это объясняется стадным образом жизни имаго. Так, например, горный клоп (*Dolycoris penicillatus* Horv.), весьма многочисленный во взрослой фазе, имеет очень ограниченное число питающих растений в фазе личинки, причем наиболее излюбленным растением для питания личинок является сорняк ноннеа (*Nonnea picta* Fisch. et May), не образующий зарослей, растущий в одиночку или небольшими группами. Горный клоп откладывает яйца преимущественно на этот сорняк и, хотя в яйцекладке отдельных самок содержится обычно всего 7 яиц, — одиночно стоящие растения ноннеа нередко бывают в массе усыпаны яйцами горного клопа. Мясные мухи (*Calliphora erythrocephala* Mgn., *Lucilia sericata* Mgn., виды рода *Sarcophaga* Mgn. и др.), жуки мертвоеды (род *Necrophorus* F. и др.) в массе откладывают яйца на трупы животных. Количество яйцевых кубышек, откладываемых насекомым стадного вида саранчовых — мароккской кобылкой (*Dociostaurus maroccanus* Thnb.), нередко достигает 1500 на 1 м<sup>2</sup>, а максимально до 6000 экз. на 1 м<sup>2</sup>. В каждой яйцевой кубышке содержится от 18 до 42 яиц, в среднем — 30—35 яиц.

Естественно, что при таких условиях, хотя бы в начальный период развития наблюдаются и скопления личинок. Для многих видов жизнь личинок в скоплениях является характерной особенностью во все периоды их жизни. Гусеницы многих бабочек, например боярышницы, карадины, непарного шелкопряда, живут в скоплениях лишь в течение первых личиночных возрастов, а затем расползаются и держатся одиночно, что, очевидно, позволяет насекомым данной популяции легче обеспечить себя пищей. Молодые гусеницы боярышницы зимуют группами в общем паутинном гнезде; скопления, очевидно, создают также лучшие условия для зимовки. Гусеницы яблоневой моли (*Hyponomeuta*

*malinellus* Zell.), крапивницы (*Vanessa urticae* L.), кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria* L.) и очень многих других чешуекрылых держатся скоплениями во весь период их развития. При уничтожении листьев на одной ветви растения они совместно переселяются на другую, перебираются они и с одного растения на другое.

Совместная жизнь гусениц чешуекрылых настолько обычна и характерна, что для подобного рода скоплений существует даже специальный термин — симпедий, введенный впервые Деегенером (1918).

Скопления куколок известны, например, у яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus* Zell.), симпедии гусениц этого вида плетут коконы, примыкающие друг к другу.

Бывают и более или менее случайные скопления насекомых, — как, например, скопления, вызванные наводнениями, разливами рек, порывами ветра. Такие скопления, не обусловленные экологическими потребностями животного, получили название агрегаций (Миллер, 1922). Некоторые экологи, впрочем, расширяли это понятие и под агрегациями понимали всякие, особенно кратковременные скопления. Так, например, Кларк (1954) применил этот термин для скоплений, обусловленных предпочитаемыми температурами, а Д. Н. Кашкаров (1945) называл агрегациями скопления саранчи в тростниках.

Некоторые виды и группы видов насекомых, ведущих в течение по крайней мере нескольких поколений оседлый образ жизни, как, например, жуки рода *Tachigalia* (Арнольди, 1941), тли (Aphidodea), многие виды кокцид (Coccodea), держатся колоннально, причем колонии могут достигать чрезвычайно большой плотности (кокциды и тли могут, например, сплошным слоем, без промежутков, покрывать значительные участки растений) (рис. 17).

Специфического рода колонии свойственны общественным насекомым — пчелам (Apoidea), осам (Vespiidae), муравьям (Formicidae), термитам (Isoptera).

Население колоний общественных насекомых может быть очень многочисленным (у некоторых видов муравьев и термитов оно достигает нескольких десятков и даже сотен тысяч экземпляров). В колониях обществен-





Рис. 17. Колония бересклетово-кукурузной тли (*Aphis euphrati* F. на кукурузе) (по Талицкому)

ных насекомых наблюдаются элементы распределения различного рода функций среди членов колонии, а в связи с этим состав колоний полиморфен (самки, самцы, рабочие формы у ос и пчел; самки, самцы, рабочие формы и иногда у некоторых видов «солдаты» — у муравьев, те же формы и иногда «носатые» — у термитов), причем численность отдельных форм (каст) всегда не одинакова, основную массу населения колоний составляют рабочие формы.

К долгосрочным скоплениям, к колониальной и тем более к общественной жизни насекомых, как видовому биологическому свойству, могли повести многие и притом разнообразные преимущества по сравнению с одиночной жизнью. Например, создание гусеницами общего паутинного гнезда дает лучшую защиту гусениц и куколок от многих хищников и паразитов, при колониальной жизни появляются возможности более полного использования пищевых ресурсов биотопа, а также создания более благоприятного микроклимата и химической среды. Последнее в наибольшей степени относится к общественным насекомым, где это подвергалось специальному изучению (в отношении медоносной пчелы по данному вопросу имеется уже довольно обильная литература). У общественных насекомых наблюдается и наибольшее развитие психической деятельности, выражающееся в разделении функций между членами колонии. Олли (1951) подчеркнул, что общественные

инстинкты насекомых могли развиваться как более высокая форма жизни в скоплениях.

Есть среди насекомых и такие виды, которые в обычных условиях не образуют никаких скоплений и ведут вполне одиночный образ жизни, яйца они также рассеивают по одиночке, например многоядные вредители полевых и огородных культур — озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.) и восклицательная совка (*A. exclamatoris* L.) или (в обычных случаях) вредитель капусты и других крестоцветных культур — репная белянка (*Pieris rapae* L.). Эти насекомые все же могут концентрироваться в определенных местах благодаря наличию только в этих местах подходящих экологических условий и особенно растений или животных, служащих им пищей. При равномерном распределении необходимых для них экологических условий среди биотопа они расселяются по его площади в более или менее равномерных количествах.

Если длительные скопления и колониальная жизнь дают для многих видов ряд жизненных преимуществ, то, в свою очередь, и одиночная жизнь в некоторых конкретных условиях среды также может иметь для других видов приспособительное значение, например, для хищных видов она может обеспечить ослабление «конкуренции» в поисках пищи. У видов, подверженных эпизоотиям, она обеспечивает большую выживаемость вида, одиночная жизнь в имагинальной стадии может способствовать расселению потомства по территории.

Некоторым насекомым (как, например, гусеницам озимой совки) свойствен каннибализм (пожирание себе подобных), что создает необходимость одиночного образа жизни.

Экологические потребности различных видов не однородны, как могут быть не однородными они и у одного и того же вида в разные периоды развития и при разных условиях среды обитания.

Стада и стаи насекомых отличаются от скоплений и колоний тем, что составляющие их особи во весь период личиночной или имагинальной жизни постоянно сменяют места обитания, что нередко наблюдается и при полной их обеспеченности пищей в прежнем месте. Таковы стада некоторых жуков чернотелок (*Tenebrionidae*), особенно рода *Blaps* Fabr., не имеющих развитых

крыльев, или стаи саранчовых — *Locusta migratoria* L., *Doclostaurus maroccanus* Thnb., *Schistocerca gregaria* Försk<sup>1</sup>, краснокрылой африканской саранчи — *Nomadacris septemfasciata* Serv., причем инстинкт стадности у разных видов развит в разной степени и некоторые виды скопляются в стаи и стада лишь при определенных благоприятных для них условиях среды. При малом количестве особей в данном месте не образуют стай, например, названные виды саранчовых, а богарный прусик (*Calliptamus turanicus* Tarb.) образует стаи лишь в годы, особо благоприятные для его размножения.

Стадная жизнь, как это выявлено по крайней мере у саранчовых (Шумаков, 1940; Бей-Биенко, 1951 и др.), ведет к интенсификации жизненных процессов — обмен веществ, нервная возбудимость и подвижность особей при этом возрастают. Это объясняется тем, что скученная жизнь саранчовых сопровождается накоплением в кожных покровах темных пигментов, благодаря чему возрастает интенсивность поглощения солнечной энергии и температура тела насекомого оказывается более высокой по сравнению с особями того же вида, но ведущими одиночный образ жизни.

В отношении красной африканской саранчи (Альбрехт, 1959) выявлено, что длительное скученное воспитание ведет к падению плодовитости и даже к уменьшению числа яйцевых трубок в яичниках. Таким образом, здесь имеется и некоторый стимул к регулированию численности особей вида, обеспечивающий оптимальное использование жизненных ресурсов стаии.

С образованием стай насекомых связана их способность к миграциям в новые, иногда в очень далекие, места. На десятки километров летят, например, стаи мароккской саранчи (*Doclostaurus maroccanus* Thnb.), на сотни километров летит азиатская саранча (*Locusta migratoria* L.) и схистоцерка<sup>1</sup> (*Schistocerca gregaria* Försk.).

<sup>1</sup> По-русски этот вид саранчовых часто неправильно называют схистоцеркой, германизируя произношение греческого слова. Церки самца схистоцерки на вершине раздвоенные, что и послужило основанием для ее названия. В переводе с греческого: «схистос» — значит раздвоенный.

Имеются данные о сезонных миграциях некоторых насекомых, подобных миграциям птиц. Таковы, например, ежегодные залеты в США с юга вредящей хлопчатнику и другим культурам бабочки *Alabama argillacea* Hbn., или миграция осенью из Англии на юго-восток и весной с юго-востока в Англию бабочки *Pyrameis cardui* L., или отмеченный впервые Флетчером (1925), а затем и многими другими энтомологами, отлет в марте на север из Индии бабочки *Polyommatus baeticus* L. (эта бабочка размножается в Индии лишь в зимний период).

За последние 3—5 лет выявилось, что более или менее регулярные, измеряемые иногда сотнями километров, миграции наблюдаются у многих насекомых, преимущественно бабочек из семейств Pieridae, Danaidae, Nymphalidae, Hesperidae, Sphingidae и некоторых видов стрекоз (в частности, *Anax parthenope* Selys., *Sympetrum fonscolombei* Selys., *Crocothemis erythraea* Brullé). Такие миграции отмечались в разных местах Европы, Америки, Азии (Френч, 1957; Оуэн, 1958; Хьюджс, 1958; Аббо, 1959 и др.). Много новых материалов о миграциях насекомых было оглашено в пока неопубликованных докладах на специальном симпозиуме по этому вопросу, организованном на XI Международном энтомологическом конгрессе, состоявшемся в 1960 г. в Вене.

В случаях регулярных массовых перелетов стай взрослых насекомых говорят обыкновенно об инстинкте миграции (Захаров, 1946 и др.). Такой инстинкт мог выработаться у видов, способных к массовому размножению, очевидно, в связи с выгодностью для любого вида наиболее широкого расселения. Миграции, как указывали еще Мандерс (1904) и Паульстон (1921), а позднее и многие другие авторы, препятствуют перенаселению соответствующих видов в данной местности. В литературе подчеркивалось, что всякое расселение видов по территории необходимо для сохранения этих видов, так как в результате жизнедеятельности биоценоза условия среды изменяются, наступает явление сукцессии, а при расселении виды приобретают большую возможность попасть в более благоприятные места (Гиляров, 1954 и др.).

Кроме того, миграции увеличивают шансы на при-

способлене видов к жизни в различных биотопах. Иногда сезонная миграция обеспечивает необходимые условия для следующих стадий развития насекомого; например, мароккская саранча мигрирует для откладки яиц в сухие каменистые степные предгорья. Миграция может быть вызвана и простым истощением пищевых ресурсов в данном месте,— в таком случае она не связана с особым инстинктом миграции и не служит закономерным явлением в те или иные периоды жизни вида. Вынужденная миграция в новые места большими скоплениями известна, например, для африканских видов странствующих муравьев (*Dorilini*), переселяющихся в новые места после использования пригодной пищи в данном месте (Эшерих, 1917).

Некоторые виды насекомых совершают более или менее значительные миграции и в личиночном состоянии, как, например, кулиги (стада) личинок вышеназванных видов стадных саранчовых (рис. 18) или гусеницы походного шелкопряда (*Thaumetopoea processionea* L.). В тех случаях, когда это вызвано инстинктом миграций, а не просто исчерпанием запасов пищи в данном месте (а отчасти и в этих случаях), миграции личиночной фазы могут иметь то же значение, что и миграции взрослой фазы, но, в силу меньшей подвижности личинок,— в меньшей степени. Все же, например, кулиги личинок мароккской саранчи в старших возрастах передвигаются за день до полутора километров и более, причем изо дня в день кулига, как правило, не меняет направления своего движения.

Независимо от различных видовых свойств насекомых в отношении группировок в колонии, стада или длительные скопления, географические популяции видов, часто даже в пределах одного биотопа, в силу обычной неоднородности условий в различных участках территории, разбиваются, как правило, на отдельные пространственно разобщенные между собой экологические популяции.

Еще более локализованные популяции составляют колонии, стада и внутривидовые скопления (кроме агрегаций, не связанных со средой обитания). Лишь чрезвычайно редко особи отдельных видов распределяются даже в пределах одного биотопа совершенно равномерно. Учет численности особей того или иного

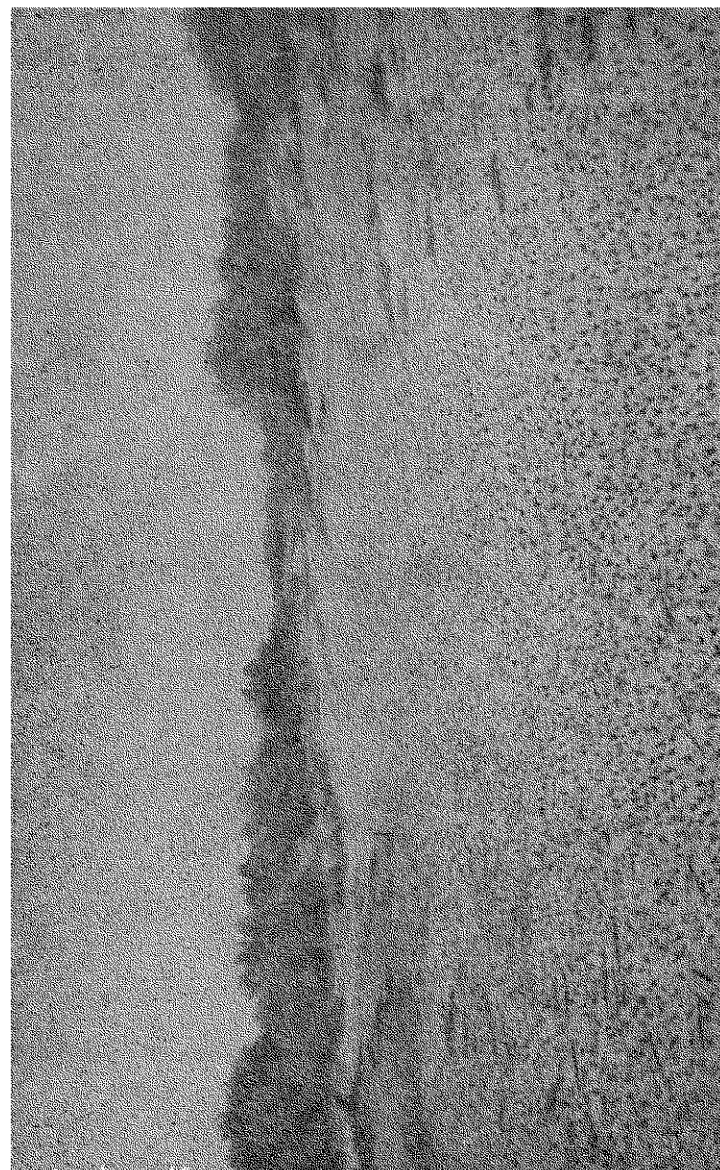


Рис. 18. Движение кулиги личинок азиатской саранчи (фото В. В. Никольского, ориг.)

вида на любом участке территории поэтому почти всегда дает тем большую точность, чем в большем количестве точек этого участка производятся учеты. Даже в тех случаях, когда расселение насекомых в пределах биотопа кажется на глаз более или менее равномерным, специальные исследования могут выявить неравномерность (Яхонтов, 1931), обусловленную наличием отдельных мелких популяций (микрорас), слабо изолированных друг от друга. Это относится прежде всего к малоподвижным насекомым.

Более или менее разобщенные экологические популяции, приуроченные к заметно отличающимся условиям среды обитания, нередко различаются многими биологическими особенностями. Они могут отличаться, например, сроками развития отдельных фаз; в этом случае между особями таких популяций в природе даже не происходит скрещиваний и образуются самостоятельные биологические расы. Так, например, по наблюдениям Гилярова (1941), популяции одуванчикового долгоносика (*Ceuthorrhynchus optator* Faust.) на солнечной стороне оврага развиваются в средней полосе РСФСР на 15—20 дней раньше, чем популяции, обитающие на противоположной стороне. Подробно изучалось экологическое разобщение популяции у жуков чернотелок *Tentyria nomas* Pall., в связи с жизнью на резко отличающихся песчаных и меловых участках в бассейне р. Донца. В лабораторной обстановке у чернотелок, взятых из обеих популяций (жуков метили эмалевой краской), наблюдалось избирательное спаривание между жуками «своей» популяции в 69,6% случаев (Арнольди, 1941, 1946).

Биологическая изоляция популяций не редка у многоядных насекомых в связи с предпочтением отдельными популяциями определенного рода пищи, что может также повести к образованию различных биологических рас при избирательности спариваний в пределах такой расы (Фультон, 1925; Дмитриев, 1951; Рубцов, 1952 и другие). Так, например, возникли две разобщенные популяции жуков листоедов *Lochmaea capreae* L., питающиеся на ивах и березах и предпочитающие разную температуру (Кожанчиков, 1946, 1959).

По наблюдениям И. В. Кожанчикова (1946), обе эти биологические расы *L. capreae* L., встречающиеся в

окрестностях Ленинграда, дают скрещивание между собой лишь в 20% случаев.

В Орегоне известны две биологические расы сверчка *Oecanthus niveus* De Geer, из которых одна живет на кустарниках и откладывает яйца рядами, другая — на деревьях и откладывает яйца поодиночке. В опытах Фультона (1925) удалось добиться спаривания между особями этих рас только в трех случаях. У свекловичной мухи (*Pegomya hyoscyami* Pz.) известна раса, живущая на маревых растениях, и раса, развивающаяся на пасленовых, биологическое разобщение которых настолько велико, что в опытах Камерона (1916) обычно не удавалось получить яйцекладку этих рас на несвойственное им растение.

Подобные же факты образования биологических рас в разных экологических популяциях известны у *Lepidoptera* (Кузнецов, 1952; Куренцов, 1950; Пиктет, 1911; Брюс, 1924) и многих других насекомых. Смирнов и Чувакина (1953) и Смирнов и Келейникова (1950) экспериментально получили наследственные биологические расы тли *Neomyzus circumflexus* Buckt. путем воспитания их на разных растениях.

Смена стадий видами также оказывает влияние на образование новых биологических рас.

Особенности распределения популяций по территории и образование биологических рас, обладающих разной жизненностью — подвижностью, плодовитостью и продолжительностью развития в разных условиях среды, ведет к уменьшению возможностей сколько-нибудь длительного перенаселения вида на территории биотопов и к более полному использованию необходимых для жизни вида имеющихся здесь пищевых ресурсов. Подвижность насекомых уменьшает возможности инбридинга (близко родственных скрещиваний), ведущего к падению жизнеспособности.

При необратимых изменениях, обусловленных длительной пространственной или экологической изоляцией, возникают биологические виды насекомых, которые отличаются от биологических рас или физиологической невозможностью скрещивания между их особями, или такие скрещивания хотя и возможны, но при этом исключается появление жизнеспособного потомства. Так, например, Паульсон (1934) установил

наличие двух биологических видов у плодовой мухи *Drosophila pseudoobscura* Poul., один из них свойствен более сухим и теплым участкам, другой — более сырým и холодным. Гибриды между этими видами не отличаются от родителей по морфологическим и цитологическим признакам, но бесплодны. Хорошо изучены биологические виды хермесов — *Chermes strobilobius* Kalt. и *Ch. lapponicus* Cholodk. (Холодковский, 1910). Подобные примеры в энтомологической литературе довольно многочисленны.

У биологических видов появляются затем и наследственные морфологические особенности, соответствующие новым условиям жизни. Начальные черты морфологических изменений, связанных с условиями жизни, можно видеть на ряде примеров. Брюс (1924) отметил, что в популяциях листоеда *Calligrapha scalaris* Lec., живущих на вязе и черной липе, жуки имеют величину 7—8 мм, а на кизиле — 4—6 мм. Популяции мухи пестрокрылки *Rhagoletis pomonella* Walsh., связанные с яблоней, имеют более крупную величину по сравнению с популяциями, живущими на чернике и голубике (Куррант, 1924). Прежний комплексный вид яйцеда бабочек — *Trichogramma evenescens* Westw. в разных географических популяциях приобрел настолько характерные отличительные не только экологические, но и цветочные и морфологические признаки, что это позволило Н. Ф. Мейеру (1941) разбить его на несколько самостоятельных видов.

Появление новых внешних признаков в изменившихся условиях питания было экспериментально доказано. Самохвалова (1951, 1954), например, при воспитании тли *Neomyzus circumflexus* Buckt. на молодых растениях гороха, вики и картофеля получала популяции с разным рисунком и в 6 раз большей среднесуточной плодовитостью, по сравнению с тлями того же вида, воспитывавшимися на растениях красного перца и гречихи; причем указанные признаки передаются по наследству.

Маршал (1890), получал у ложнощитовки *Eulecanium corni* Vchê путем пересадки ее с персиковых деревьев на белую акацию (*Robinia pseudacacia* L.) внешние признаки, свойственные ложнощитовке *Lecanium robiniae* Dougl., которая считалась ранее самостоятельным

видом. Эти опыты позволили свести названных ложнощитовок на положение биологических видов.

Так как экспериментально оказалось возможным путем воздействия повышенной температуры на куколок бабочки крапивицы (*Vanessa urticae* L.) получать форму, по окраске не отличающуюся от более южной вариации этого вида *V. urticae* var. *ichnusa* Wop., возникло сомнение в наследственном постоянстве этой формы. Однако Фишер (1916) доказал, что обратного превращения *V. u. ichnusa* Wop. в основную форму *V. urticae* L. не происходит; изменения признаков предка, возникшие при обитании его потомков в значительно более теплом климате, стали необратимыми, произошло образование нового варианта, или подвида.

Иногда морфологические отличия видов, приобретенные в связи с изменениями условий жизни, даже выходят за пределы видовых отличий и могут расцениваться как родовые признаки. Так, приспособление муравьев рода *Myrmica* L. к паразитическому образу жизни вызвало столь большие изменения внешних признаков, что К. В. Арнольди счел обоснованным установление нового рода *Symbiomyrma* К. Арн. (1933).

Географические популяции видов, естественно, в большей степени изолированы между собой, чем экологические популяции их в одной местности, так же как и разница в условиях существования географических популяций в обычных случаях более значительна; поэтому здесь должно чаще происходить образование новых вариаций и подвидов одного и того же вида (Майр, 1947), отличающихся как особенностями приспособлений к различным условиям среды в образе жизни, так и связанными с ними признаками строения, а в дальнейшем и новых видов.

Географическая разобщенность популяций признается сейчас (Гептнер, см. Воронов, 1960) одним из главнейших факторов видообразования.

На более изолированных территориях, особенно на удаленных от материков и друг от друга островах, в областях, разделенных естественными барьерами типа высоких хребтов и т. д., где обмен особями между отдельными областями более затруднен, эти процессы биологической и морфологической дифференциации популяций и процессы образования новых подвидов и

видов и даже более крупных систематических групп — родов, а иногда и семейств, должны протекать в более быстрых темпах. Например, очень своеобразная энтомофауна Новой Гвинеи и островов Микронезии объясняется длительной изоляцией насекомых от своих древних предков из Юго-Восточной Азии или Австралии (см. Яхонтов, 1958).

Организмы, населяющие какую-либо местность и произошедшие в пределах этой местности, называются автохтонами, или аборигенами, если же вид или разновидность в процессе их исторического развития возникли в другой местности и проникли сюда позднее, их называют аллохтонами. Организмы, встречающиеся в настоящее время только в данной местности, называются эндемиками этой местности.

Среди насекомых Новой Гвинеи 80% видов эндемичны, на островах Бисмарка энтомологи также насчитывают 80% эндемиков, на Соломоновых островах — 85%, а на островах Новые Гебриды, как и в Новой Каледонии и на островах Фиджи, даже 90%, причем подавляющее большинство их автохтонны (Грессит, 1958).

Что касается перемещений насекомых в пределах биотопа, их суточных и сезонных передвижений, а также перемещений, связанных со стадийностью онтогенеза и разными экологическими потребностями различных фаз, то общий характер их был уже обрисован в 3 главе. Некоторые авторы (Беклемишев, 1934) даже полагают, что все группы наземных беспозвоночных обязательно имеют суточные смещения. В отношении насекомых, впрочем, настоящее утверждение преувеличено; некоторые виды и группы видов в течение длительного срока или всю индивидуальную жизнь остаются неподвижными. Таковы, например, щитовки и ложнощитовки (Coccidae), или тли родов *Lachnus* Burm., *Pterochloroides* Mordv., *Eriosoma* Leach., личинки и взрослые самки которых всю жизнь не вынимают хоботок из тканей растений, обеспечивающих им пищу. Все же, конечно, суточные перемещения для многих видов насекомых весьма обычны и характерны.

Поскольку в биоценозе того или иного биотопа или части биотопа неизбежны взаимные приспособления его

сочленов, очевидно все перемещения особей отдельных видов как в пределах биотопа, так и все миграции их за пределы биотопа, равно как и проникновение новых экземпляров и особенно новых видов организмов в пределы данного биотопа извне, влекут за собой серьезные перемещения и перегруппировки популяций многих видов. Так, например, интродукция новых субтропических культурных растений в субтропические районы Черноморского побережья Кавказа вызвала приспособление к ним очень многих местных видов насекомых (Миляновский, 1955), на завезенных растениях возникли новые их популяции. Введение культуры батата в Советском Союзе создало бататовые популяции многих видов насекомых, особенно обитавших ранее на местных выюковых растениях (сем. Convolvulaceae) (Богданов-Катьков, 1933). Проникновение в Среднюю Азию червеца Комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.) обусловило развитие многочисленных популяций паразитических личинок местной мухи бона (*Leucopis bona* Rohd.), а отчасти также золотоглазок рода *Chrysopa* Leach.

При миграциях клопов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в места зимовки, что происходит сравнительно рано в сезоне, продолжающие развиваться в данном месте паразиты их яиц (*Telenomus sokolovi* Mayr., *Microphanurus vasilievi* Nees., *M. semistriatus* Nees., *Phanurus politus* Mayr.) переходят на паразитизм за счет других видов клопов сем. Pentatomidae (в Узбекистане преимущественно за счет *Carpocoris fuscispinus* Boh., *Aelia furcula* L., *Dolycoris penicillatus* Horv.), образуя новые сезонные популяции. Подобные примеры перегруппировок популяций разных видов насекомых, в связи с изменением экологических условий в пределах одних и тех же биотопов, в энтомологической литературе весьма многочисленны.

Для большинства биотопов характерна вертикальная ярусность распределения фаунистических комплексов. Особенно резко эта ярусность проявляется в лесах. Так, например, в Средней и Северной Европе короед *Ips typographus* L. заселяет на елях нижнюю часть ствола, выше на стволе обитают долгоносики *Pissodes harkyniae* Hbst., еще выше, но частично в ярусе, занятом долгоносиком, располагается короед

*Polygraphus polygraphus* L.; короеды *Pityophthorus micrographus* Egg. и *P. trägardhi* Spess. поселяются на вершинах стволов (Кнохе, 1908; Трагирд, 1925 и др.). Естественно, что листогрызущие формы насекомых — жуки листоеды (*Chrysomelidae*) и их личинки, гусеницы бабочек (*Lepidoptera*) и др. — сосредоточены в зоне кроны деревьев. Все же приуроченность насекомых к различным ярусам биотопов относительна — насекомые передвигаются не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. Личинки жуков щелкунов (*Elateridae*) при пересыхании верхних почвенных слоев уходят глубже; личинки хрущей (*Melolonthinae*) в холодном и умеренном климате после весеннего потепления передвигаются в верхние горизонты почвы.

Примером взаимных миграций насекомых в пределах ярусов может служить виноградная филлоксера (*Phylloxera vastatrix* Planch.), у которой на американских сортах винограда различают две формы — корневую и листовую, при определенных условиях сменяющих друг друга. Тля *Forda trivialis* Pass., живущая на фисташке (*Pistacea terebinthus*) питается ее листьями, откуда она переходит на питание корнями злаков. При наличии в данной местности и основного и промежуточного кормовых растений, насекомые меняют не только ярусы данного биотопа, но и сами биотопы.

Приуроченность к тому или иному ярусу биотопа может изменяться в зависимости от стадийности в развитии насекомых и от различных условий окружающей среды.

Большинство листогрызущих форм в тот или иной период (например, в период окукливания или зимовки) оказываются или под чешуйками на стволе деревьев, или в растительных остатках на поверхности почвы, или в почве.

Окукливание в почве или в растительных остатках на ее поверхности очень характерно, например, для гусениц совок (*Noctuidae*), пядениц (*Geometridae*), ложногусениц пилильщиков (*Tenthredinidae*). В почве зимуют яйца большинства саранчовых (*Acrididae*), табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind.), под чешуйками коры окукливается чехликовая моль (*Coleophora hemelebiola* Fil.), в опавшей листве деревьев зимует грушевый клоп (*Stephanitis pyri* F.) и т. д. Сафлорная



огневка (*Myelois cinctipalpella* Christoph.) размещает яйца на соцветиях в верхней части стеблей. Гусеницы обитают внутри соцветий и верхних частей стеблей, а куколки располагаются у основания стеблей сафлора не выше 10 см (гусеница выходит из стеблей в местах питания и для окукливания вторично внедряется у основания стебля).

Можно, пожалуй, сказать, что насекомые подавляющего большинства видов не остаются в одном и том же ярусе биотопов в течение всей жизни, как можно видеть из всего ранее изложенного.

Наиболее подвижны насекомые, как правило, в имагинальной фазе, чему способствует крылатость многих видов в этой фазе и большая расчлененность их тела при значительно более сложной мускулатуре, чем у личинок. Неподвижны лишь фазы яйца и куколки, так как в этих фазах насекомые нуждаются в покое для эмбрионального развития и гистолиза и гистогенеза при развитии куколок; кроме того, они не нуждаются в питании, поскольку жизнь их протекает за счет резервных веществ желтка и жирового тела. Все же, в связи со специфическим образом жизни некоторых видов, куколки таких видов способны к небольшим перемещениям. Это относится, например, к просяному комарику (*Stenodiplodis panici* Rohd.), личинки которого окукливаются в местах питания под колосковыми чешуйками проса, а куколки перед вылетом взрослых комариков выдвигаются из колосковых чешуек наружу; если же по каким-нибудь причинам куколка не может раскрыть колосковую пленку, то взрослый комарик погибает в створках чешуек. Подвижны куколки комаров (*Culicidae*) в водоемах.

Куколки многих видов бабочек стеклянниц (*Aegeriidae*) выдвигаются из ходов их гусениц в стволах и ветвях деревьев, что необходимо для обеспечения выхода на поверхность будущих бабочек. Очень интересный пример подвижности коконов можно видеть у наездника *Canidia exigua* Grav.— паразита личинки листового люцернового слоника (*Phytonotus variabilis* Hbst.). Личинка этого наездника выходит из тела хозяина после его окукливания. Кокон наездника оказывается внутри рыхлого и хрупкого кокона люцернового слоника. Кокон наездника подпрыгивает много-

кратно и таранит кокон хозяина, разбивает его и освобождается (Гроссгейм, 1914; Яхонтов, 1934).

С другой стороны, есть и виды насекомых, имагинальная фаза которых совершенно не передвигается, как, например, самки многих кокцид (*Coccodea*) или самки большинства бабочек мешечниц (*Psychidae*).

Яйца некоторых насекомых могут перемещаться пассивными путями, например муравьи переносят яйца из мест их откладки в другие части муравейника, яйца комаров на поверхности водоемов могут перемещаться водными течениями или ветром, часто на далекие расстояния могут перемещаться вместе с подвижными хозяевами яйца их паразитов, как, например, вшей (*Anoplura*), пухоедов и власоедов (*Mallophaga*), оводов (*Oestridae*), или веерокрылых насекомых (*Strepsiptera*).

Размеры участков, занимаемых популяциями различных видов насекомых, находятся в зависимости от экологической пластичности этих видов, от большего или меньшего сходства экологических условий в различных местах территории, от степени подвижности особей вида и отчасти от особенностей вида, выражающихся в стремлении вести одиночный образ жизни или образовывать того или иного рода скопления.

Конкретное место, в котором протекает индивидуальная жизнь насекомого, при условии, что в этом месте будут обеспечены его жизненные потребности, получило в экологии название местообитания особи.

Особь любого, даже стенобионтного вида, в условиях большей густоты населения в том или ином биотопе менее требовательна к условиям местообитания, чем при меньшей густоте. Например, в период депрессии численности тахины *Ernestia consobrina* Mg., по нашим наблюдениям в Ленинградской области, она развивается преимущественно в гусеницах *Polia pisi* L., при большом же ее количестве — также и на гусеницах других видов группы *Mamestrini*.

К понятию местообитание особи очень близок термин индивидуальный ареал (от латинского слова *агеа* — площадь) — площадь, на которой протекает жизнь данной особи. В вышеприведенном примере индивидуальный ареал *Ernestia consobrina* Mg.,



по крайней мере в фазе личинки, находится в зависимости от индивидуального ареала гусеницы бабочки, в теле которой она находится.

Соответственно, для популяций применяется термин местообитание популяции, который равнозначен понятию стация (латинское слово *statio* в переводе означает пристанище или местопребывание).

Территорию, объединяющую станции какого-либо вида насекомого (и любого животного), называют его ареалом или географическим распространением; границами ареала служат географические пункты, за пределами которых вид не может размножаться. В пределах своего ареала любой вид обычно встречается не повсеместно, а лишь в свойственных ему биотопах, сумму этих биотопов называют местообитанием вида. Местообитание вида исторически складывается в экологической связи с другими компонентами биоценоза.

Эврибионтные насекомые имеют более широкие ареалы, стенобионтные — более узкие.

Как правило, очень узкие ареалы имеют реликтовые виды. Реликтами (от латинского слова *relictum* — остаток) называют древние виды, которые в прежние геологические периоды имели более широкое распространение, а в настоящее время сохранились лишь в немногих местах, где условия среды (особенно условия климата и пищевые ресурсы) допускают и их современное существование. Много реликтовых форм насекомых сохранилось, например, в альпийском поясе горных хребтов Европы и Америки со времени отступления ледников в послеледниковый период. В горных местностях Америки больше таких ледниковых реликтов, чем в Европе, так как в связи с меридиональным расположением горных цепей и фауна могла легче отступать на юг в ледниковое время, в Европе же высокие горные хребты служили барьерами и многие виды подверглись истреблению.

Очень узкие ареалы свойственны, конечно, не только реликтовым видам, но нередко и молодым эндемикам, произошедшим в каких-либо своеобразных условиях среды, или еще не успевшим расселиться на более широкой территории. В качестве примера чрезвычайно узкого ареала можно указать на распространение бабоч-

ки *Graellsia isabellae* Gr., которая пока известна лишь в немногих пунктах Пиренейского полуострова.

С другой стороны, есть виды насекомых с чрезвычайно широким ареалом, охватывающим несколько материков, это эврибионтные виды, чаще убиквисты, как, например, табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind.), бахчевая тля (*Aphis gossypii* Glov.) или озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.).

Есть виды насекомых, ареал которых не имеет границ, которые расселены повсеместно, такие виды в биологии получили название космополитов. Космополитны, например, приуроченный к хозяйству человека амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.) или связанные с самим человеком вши: головная (*Pediculus capitis* De Geer) и платяная (*P. vestimenti* Nitz.). Чаще всего ареалы даже эврибионтных видов бывают ограничены климатическими и ландшафтными условиями.

Ареалы паразитных насекомых в значительной мере зависят от расселения тех животных, на которых они паразитируют. Однако не следует думать, что ареалы хозяина и паразита всегда совпадают; так, например, из 67 арктических и субарктических блох (*Phlebotomina*), паразитирующих на млекопитающих в западном полушарии, четыре вида имеют очень локальное распространение при широком ареале их хозяев (Холланд, 1958). Подобная же картина более узких ареалов у паразита отмечалась для пухоедов (*Mallophaga*), живущих на птицах (Уорд, 1958), ареал *Trichogramma turkestanica* Meyer — паразита яиц многих широко распространенных видов *Lepidoptera* ограничен Средней Азией (Мейер, 1941).

В прикладной энтомологии нередко применяется для вредных насекомых термин ареал вредности. Ареал вредности всегда значительно уже общего ареала данного вида, так как вредителем считается вид животного при большом количестве индивидов, одновременно встречающихся на участках, используемых человеком. Это может быть лишь при наличии экологических условий, благоприятствующих размножению вида; такие условия никогда почти не создаются в пределах всего ареала.

Общие ареалы и ареалы вредности насекомых далеко не всегда бывают сплошными, нередко они состоят

из отдельных, иногда далеко разобщенных, участков, районов или областей. Это зависит, во-первых, от исторически сложившихся очагов формирования вида и путей его дальнейшего расселения, во-вторых, от экологических особенностей отдельных мест и экологических потребностей вида и способностей образования отдельных биологических рас и подвидов.

Так, жук чернотелка *Gnathosia modesta* Fald., распространенный в Иранском Азербайджане, Армении и Нахичеванской АССР, имеет, кроме того, небольшой оторванный островок ареала в Эльдарском хребте Кавказа, сохранившийся здесь с ледникового периода или одной из межледниковых эпох (Богачев, 1938). Некоторые виды пилильщиков (Tenthredinidae) имеют ареал, ограниченный арктической тундрой, но в качестве реликтов ледникового периода они встречаются сейчас во многих высокогорных местностях Европы, но не южнее прежнего распространения четвертичной тундры. В Шотландии, где горы не высоки, они встречаются только на гребнях хребтов и на северных склонах с ледниковыми моренами, где снеговые пятна сохраняются до лета (Бенсон, 1958).

В Европе и Америке известно свыше 2500 общих видов насекомых, из них особый интерес представляют западно-арктические виды, отсутствующие на тихоокеанской части земного шара, а на атлантической — их ареалы прерваны на большом расстоянии. Это обстоятельство часто считается аргументом в пользу гипотезы о древнем соединении атлантической стороны материков. Линдрот (1958) полагает, что разорванность ареалов западноарктических видов насекомых можно вернее объяснить проникновением их через моря при современных условиях, с другой стороны, он допускает, что часть фауны Гренландии и Исландии вселилась через плейстоценовый материковый мост с Европейского материка, но уже на Баффинову землю европейские виды не проникли.

По имеющимся подсчетам около 45% наиболее обычных для Северной Америки и Европы общих видов насекомых было занесено с одного материка на другой людьми. Число насекомых, занесенных из Европы в Америку, примерно в 10 раз больше, чем из Америки в Европу. Это объясняется тем, что в прош-

лом товары шли преимущественно в западном направлении. Большинство акклиматизировавшихся в Америке европейских видов насекомых двигалось через юго-запад Англии и принадлежит к почвенной фауне. Состав завезенных из Европы видов особенно велик на юге Ньюфаундленда и в соседних районах Канады, так как климат здесь близок к южнобританскому и, кроме того, сюда в прошлом прибывало большинство грузовых судов.

Занос насекомых людьми из одной страны в другую происходит весьма интенсивно и в наше время, особенно в связи с расширением торговых сношений и ростом транспортных возможностей, причем расширение ареалов даже широко эврибионтных видов приобретает часто островной и даже кружевной характер.

В предыдущей главе говорилось, например, о расселении розового червя (*Pectinophora gossypiella* Saund.) (см. рис. 12), для которого в большинстве случаев документально установлено, когда именно он попал в новые места своего обитания, известны также порты и города, откуда и куда он был завезен.

Вредитель винограда — тля филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.) имеет американское происхождение и до шестидесятых годов прошлого столетия в ее ареал не входила Европа, а после 1872 г. она проникла и на территорию некоторых виноградных районов Советского Союза. Довольно подробно изучено (Скотт, 1958) расселение вредителя моркови *Psylla rosae* F., это описанный еще в 1794 г. европейский вид. В 1885 г. он был отмечен в столице Канады Оттаве и затем быстро расселился во многих местах Канады и США, в 1931 г. он достиг Западного побережья Америки, где с 1938 г. стал приносить значительный вред. В 1933 г. *P. rosae* F. была обнаружена в Новой Зеландии, причем, возможно, проникла туда еще за два года до ее обнаружения.

Хорошим примером может служить расселение колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), местом происхождения которого являются скалистые горы США, там он питался на диких пасленовых растениях. К настоящему времени жук расселился на американском континенте до границ его возможного существования — до линии январской изотермы —

5° С, на Западе распространение жука лимитируют только засушливые районы при отсутствии посевов картофеля во второй половине лета. С грузами картофеля колорадский картофельный жук проник в Европу. До первой мировой войны он неоднократно отмечался в Англии и Германии, но благодаря введенным еще в 1875 г. карантинным законам, его своевременно выявляли и уничтожали. В период первой мировой войны в 1917—1918 гг. колорадский жук проник во Францию, не был там своевременно ликвидирован и размножился к 1922 г. уже в таком количестве, что стал весьма серьезным вредителем. К 1939 г. он проник в несколько западноевропейских стран. В 1941 г. были выявлены новые очаги колорадского жука в Англии, но в том же году они были там полностью уничтожены. В период второй мировой войны с продовольственными грузами вредитель попал и в восточноевропейские страны, а после 1956 г. через Польшу и Венгрию расселился на юго-западе СССР, от Закарпатья до Винницкой области. Многие из его очагов на территории Белоруссии, Литвы, Латвии, Калининградской области были ликвидированы. Сейчас принимаются меры к дальнейшему его искоренению.

Таких примеров расширения ареала насекомых человеком и островного распределения популяций энтомологическая наука знает очень много.

Примером островного характера ареалов, связанного исключительно с экологической потребностью видов, может служить восточная азиатская перелетная саранча (*Locusta migratoria manilensis* Meyen.). Будучи весьма требовательна к гидротермическому режиму и характеру растительности, она имеет очаговое распространение.

Ареал мексиканского коробочного долгоносика (*Anthonomus grandis* Boh.) ограничен теми местностями американского континента, где зимой не бывает сколько-нибудь значительных заморозков и где распространена облачность в жаркие периоды года. Однако этот вид способен резко расширить свой ареал за счет образования рас с большей экологической пластичностью. В частности, в Аризоне возникла и существует вариация этого долгоносика *A. grandis* var. *thurberiae* Pierce., развивающаяся, кроме хлопчатника, также в

бутонах и коробочках на мальвовых деревьях *Thurberia thespesoides*. Долгоносики этой вариации более устойчивы, чем долгоносики основной формы, по отношению к низким температурам.

Вышеприведенные примеры доказывают, что существующие ареалы многих насекомых могут в дальнейшем стать более обширными, и на основе изучения экологических стандартов видов и экологической характеристики различных местностей можно установить не только существующие теперь, но и потенциальные ареалы видов. Понятие о потенциальном ареале вида было обосновано (Гуд, 1931) в ботанической географии, а позднее принято и в экологической зоогеографии (Зенкевич, 1947—1951). Установление не только существующего, но и возможного распространения насекомых имеет большое значение для практики, в частности для определения возможных мест акклиматизации полезных видов (например, паразитов и хищников вредителей), для службы карантина в отношении вредных насекомых, для медицинской и ветеринарной паразитологии и т. д.

Существующие ареалы могут, конечно, не только расширяться, но и уменьшаться в результате сукцессий биоценозов, особенно в связи с климатическими изменениями и сознательной или бессознательной деятельностью человека, что видно и из примеров, приведенных как в этой главе, так и в предыдущих главах.

Могут быть также более или менее кратковременные изменения ареалов.

При более или менее далеких миграциях насекомых в периоды их массового размножения (стадных видов саранчовых, стрекоз, многих видов бабочек, комаров) ареалы вида могут временно расширяться. Затем насекомые, которые попадают в среду, не обеспечивающую длительное удовлетворение их жизненных потребностей, вымирают, и ареал снова снижается, происходят во времени пульсации границ ареала, которые могут быть или не регулярными, или повторяются периодически через более или менее регулярные промежутки времени, как у бабочки *Pyrausta cardui* L. на Американском континенте — через четыре года, или в Азии у саранчи *Schistocerca gregaria* Forsk. — через 11—13 лет (см. главу 8).

На периферии ареала видов темпы их размножения иногда оказываются ниже темпов смертности, так как условия обитания здесь могут быть очень далекими от оптимальных. Существование вида на периферии ареала в таких случаях поддерживается за счет притока новых особей при миграциях из центральных частей ареала. Накопление приспособительных изменений видов на границах ареала может повести далее к образованию устойчивых к местным условиям популяций. Экологическая пластичность видов растет, и границы ареала могут расширяться. Постепенная акклиматизация некоторых насекомых в условиях, даже далеких от оптимальных, может считаться доказанной. Иногда, после проникновения их на новую территорию, выживают лишь единичные экземпляры, которые с трудом обнаруживаются, но они дают затем начало поколениям, где смертность ниже рождаемости и численность возникших биологических рас до известных пределов нарастает.

В 1942—1943 гг. в Узбекистан для биологической борьбы с червцом комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.) был завезен *Sympherobius amicus* Nav. Оказалось, что он не переносит здесь низкие зимние температуры, это было подтверждено и экспериментально; предполагалось, что все выпущенные в природу насекомые погибли, во всяком случае вплоть до 1956 г. при обследованиях они не обнаруживались, но в 1956 г. работниками карантинной инспекции Министерства сельского хозяйства Узбекской ССР симферобиус был обнаружен в значительном количестве в старых очагах червеца комстока, куда 14 лет назад он был интродуцирован (Лужецкий, 1956). Очевидно, возникла новая холодостойкая раса симферобиуса, начало которой положили единичные выжившие в свое время особи.

В силу стремления всех организмов, а особенно подвижных насекомых, к возможно более широкому расселению; у границ зоны, в которой они способны к завершению развития, происходит частое проникновение за пределы ареала. В годы, благоприятные по метеорологическим и иным условиям, насекомые продолжают здесь существовать. При возвращении же условий среды к обычной норме проникшие в новые места насекомые вымирают, так что пульсации ареалов видов про-

исходят и без далеких миграций и не только в годы массового размножения. Это характерная черта почти всех видовых ареалов.

В центре ареала комплекс условий существования для вида приближается обычно к оптимальному и амплитуда колебаний экологических условий сравнительно невелика. В этой части ареала нередко случаи избыточного размножения вида и перенаселение устраняется вытеснением части особей в несвойственные виду биотопы и в направлении периферии ареала (Наумов, 1945).

Густота населения вида убывает по направлению от его центра к периферии, вообще по мере ухудшения условий существования, а колебания густоты населения, наоборот, наиболее велики на периферии ареала.

В связи со сказанным, и ареал вредности насекомых принято разделять на зону постоянного вреда, зону неустойчивого вреда (где в массовом количестве вредное насекомое размножается только при отклонении экологических, например, погодных условий в благоприятную для него сторону) и зону незначительного вреда (близ границ общего видового ареала).

В зоогеографии применяются также термины ареал рода, ареал семейства; естественно, что чем выше таксономическая группа животных, тем шире и занимаемый ею ареал,

### Глава 6

#### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА НАСЕКОМЫХ

*Главнейшие факторы среды. Значение температуры среды в связи с пойкилотермностью насекомых и регуляция температуры их тела. Интенсивность теплообмена в зависимости от мускульной работы и морфо-физиологических особенностей. Влияние температуры на поведение, формирование жизненных форм и численность популяций. Температурный преферендум. Влияние температуры на быстроту онтогенеза, длительность имагинальной жизни, плодовитость и темпы яйцекладки, число личиночных возрастов. Температурный оптимум жизнеспособности популяций. Холодостойкость насекомых и физиологическая подготовка к зимней спячке. Влияние температуры на географическое распространение и зональные изменения численности насекомых.*

В зоогеографии комплекс факторов внешней среды, влияющих на животных, предложено подразделять на факторы географические и местные. Географическими факторами являются те, которые обуславливают более или менее сплошное распространение того или иного вида или подвида по территории. При этом насекомые приспособлены к местным особенностям и зависят от общих географических условий, в основном от рельефа и климата (Шелфорд, 1911). Местные факторы — это, преимущественно, микроклимат отдельных участков территории и некоторые другие факторы (почвенные и прочие); под влиянием местных факторов тот или иной вид заселяет лишь строго определенные биотопы или их фации, но подобные биотопы могут располагаться в пределах больших областей. В экологии это разделение не имеет принципиального значения, поскольку, так или иначе, на популяции видов и межвидо-

вые комплексы (биоценозы) влияет та или иная комбинация условий внешней среды.

В главе 2 указывалось, что хотя все абиотические и биотические факторы внешней среды влияют на насекомых комплексно, но влияние отдельных факторов в этом комплексе не равноценно.

Как выяснено к настоящему времени, из абиотических факторов большое значение для насекомых имеют температура, влажность и осадки, свет, ветер — основные элементы климата той или иной местности или микроклимата тех или иных мест обитания.

Кроме физических элементов среды, к важным факторам, влияющим на насекомых, особенно непосредственно связанных с почвой, относятся почвенные условия.

Очень важный фактор в жизни насекомых — пища, которая во многих, но далеко не во всех, случаях приближается к факторам живой среды, окружающей насекомых, — к факторам биотическим.

К важнейшим факторам биотической среды насекомых относятся симбиоз, синюйкия, комменсализм, паразитизм, хищничество, конкуренция, взаимоотношения с растениями.

Антропоические факторы — деятельность человека — являются чрезвычайно мощными, тем более, что эта деятельность может быть сознательно направлена на искоренение вредных для человека видов, или на создание условий, благоприятствующих развитию и размножению полезных видов. При этом человек во многих случаях изменяя природу в желательном для него направлении, использует сведения, полученные о влиянии комплекса всех других факторов среды, влияющих на жизнь насекомых.

Так как насекомые являются пойкилотермными животными, и температура их тела в очень большой степени зависит от температуры окружающей среды, а все процессы обмена веществ между организмом и средой протекают при различной температуре с разной скоростью, влияние температурного фактора среды в жизни насекомых имеет очень большое значение, гораздо большее, чем для теплокровных животных.

Ошибочно думать все же, что насекомые совершенно лишены способности к регулированию температуры их

тела; верно лишь, что процессы регуляции температуры тела у них сравнительно с высшими животными очень несовершенны.

Регуляция температуры тела у насекомых осуществляется в основном путем изменений интенсивности поглощения кислорода и испарения воды. Интенсивность дыхания с повышением температуры возрастает (Лозина-Лозинский, 1952; Стрельников, 1957 и др.). Согласно Крогу (1914), куколки большого мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) на 1 г веса потребляют за 1 ч при 10° С 45 мм<sup>3</sup> кислорода, при 20° С — 199, при

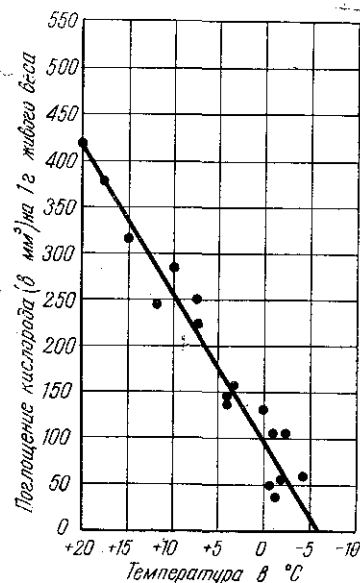


Рис. 19. Потребление кислорода личинками синей мясной мухи в зависимости от температуры (по Кожанчикову)

рения воды у черного таракана (*Blatta orientalis* L.) тормозят понижение температуры тела при температуре окружающей среды ниже 13° С и ее повышение при окружающей температуре выше 25° С.

Регуляция температуры тела насекомыми становится очевидной также из следующих примеров. Жуки черно-

30° С — 495, а при 32,5° С — 592 мм<sup>3</sup>. По данным Г. А. Пантюхова (1956), яйца кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria* L.) при температуре — 3° С на 1 г веса потребляют 2,7 мм<sup>3</sup> кислорода, при — 5° С — 1,4 и при — 11° С — 0,53 мм<sup>3</sup>; куколки ильмового ногохвоста (*Exaereta ulmi* Schiff.) при тех же температурах нуждаются соответственно в 3,8; 2,2 и 0,73 мм<sup>3</sup> кислорода на 1 г их веса. На рис. 19 показана интенсивность дыхания личинок синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala* Mgn.), а на рис. 20 — интенсивность дыхания куколок тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) при разных температурах.

Согласно работе Нехелеса (1924), изменения поглощения кислорода и испа-

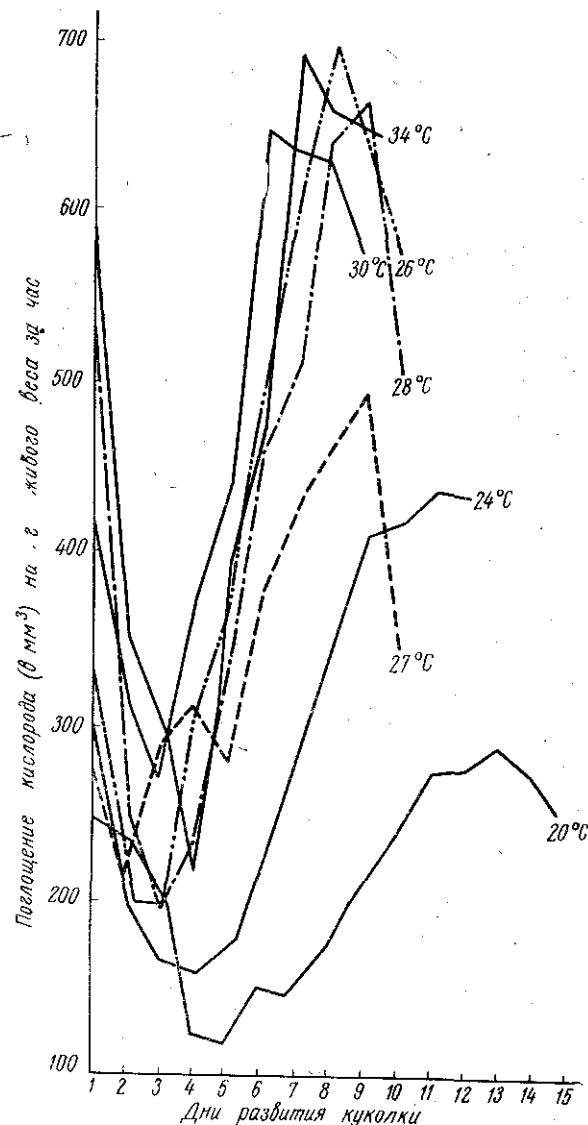


Рис. 20. Поглощение кислорода куколками тутового шелкопряда в зависимости от температуры (по Мухомедову)

телки (Tenebrionidae) рода *Adesmia* Fisch.—Wald. на солнце имеют в живом состоянии температуру тела на 2—9° С ниже, чем мертвые (рис. 21). Благодаря охлаждающему действию испарения с поверхности тела и через стигмы при дыхании у гусениц хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) температура тела под воздействием солнечной радиации в 1—1,2 калории на 1 см<sup>2</sup>

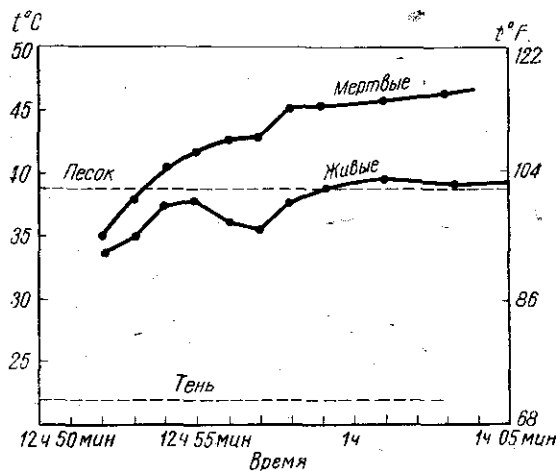


Рис. 21. Температура тела живых и мертвых чернотелок *Adesmia* F. W. (по Бакстону)

поверхности поднимается не более чем на 5—8° С (Стрельников, 1934).

Активное регулирование температуры тела путем мышечных движений отмечено у домашней пчелы (*Apis mellifera* L.). При падении температуры ниже 13° С пчелы производят усиленные движения, образуют скопления, причем особи, остывающие на периферии скопления, постоянно перемещаются внутрь скопления.

Мышечная работа насекомых, особенно способных к быстрому или длительному полету, может поднимать температуру тела за короткие сроки в весьма значительной степени. По наблюдению Бахметьева (1899), быстрое движение крыльев соснового бражника (*Sphinx pinastri* L.) повышало температуру его тела на 10,7° С. Согласно Юргенсону (1950; Наумов, 1955), температура тела азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) при тем-

пературе воздуха 17—20° С в состоянии покоя примерно равна температуре воздуха, в полете же поднимается до уровня 30—37° С. Даже у насекомых, не способных к длительному полету и летающих сравнительно медленно, мышечная работа ощутительно повышает температуру тела; у лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.), например, по И. Д. Стрельникову, температура тела поднимается в полете на 2—5° С. Установлена обратная зависимость между обычной температурой среды обитания насекомого и величиной подъема температуры тела при полете (Стрельников, 1957) — повышение температуры тела тем больше, чем ниже температура нормальных условий жизни.

Интенсивность теплообмена насекомых со средой находится также в связи с их величиной, формой, структурой и окраской их тела. Эти признаки, несомненно, в какой-то мере создались у них в зависимости от температурных условий среды, в которой они обитают.

Установлено, что теплоотдача тела животных увеличивается примерно пропорционально квадрату площади их поверхности, а объем их тела растет пропорционально кубу. Ясно, что при таких условиях важна величина поверхности по отношению к общей массе тела; у мелких животных, очевидно, теплоотдача относительно увеличивается. Насекомые, благодаря своей сравнительно малой величине, в какой-то мере предохраняются от сильного нагрева наряду с механизмами терморегуляции.

Общезвестно, что темные цвета обладают большей способностью к поглощению солнечного тепла, чем светлые. В связи с этим, по-видимому, у насекомых, обитающих в высокогорных и арктических областях, преобладает черный цвет. Как доказано экспериментально (Кожанчиков, 1940, 1954), среднеазиатская светлая форма озимой совки (*Agrotis segetum* var. *pallida* Stgr.) может быть получена при воспитании этого насекомого в условиях высокой температуры и малой влажности; наоборот, крупная темная сибирская форма этой бабочки (*A. segetum* var. *glaucina* Kozh.) возникает при воспитании насекомого при пониженной температуре. У северных границ ареала распространена светлосветлая форма бабочки стрельчатки *Acrionicta lutea* var. *leucoptera* Btl. (Кожанчиков, 1950).

Конечно, во многих случаях величина, форма, окраска и другие признаки насекомых в еще большей мере зависят и от иных воздействий среды и внутренних наследственных факторов.

Температура тела насекомых с блестящей металлической окраской на солнечном свете ниже, чем у насекомых с другой окраской тела. Известно, что металлические тона объясняются микроструктурой покровов тела, обеспечивающей определенное отражение световых лучей.

Солнечная и рассеянная радиация вызывает повышение температуры тела насекомых до  $2^{\circ}\text{C}$  на 0,1 кал, причем коэффициент теплового действия радиации зависит от условий теплоотдачи, связанных с морфологическими особенностями насекомых (Стрельников, 1957).

Сезонный диморфизм, свойственный некоторым насекомым, имеющим два и более поколения в году, тоже в какой-то мере, очевидно, находится в связи с температурой различных сезонов. В энтомологической литературе имеется очень много сведений о влиянии температуры на окраску насекомых (сводка Прохнова, 1927 и др.), особенно на пигментацию бабочек, вышедших из куколок, содержащихся при различном температурном режиме. Хенке (1924), подробно исследовавший условия развития темных пигментов у клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.), показал, что влияние температуры на цвет насекомого обусловлено изменениями метаболизма, мысль о чем была уже высказана и ранее (Бахметьев, 1907 и др.).

Отмечалось, что температура может влиять не только на окраску кожных покровов насекомых, но и на пигментацию их гемолимфы (Девитц, 1912, 1913; Аккерман, 1926).

Конечно, особенности среды, к которой приспособлена жизнь диморфных насекомых в разные сезоны, отнюдь не ограничивается только температурой, равно как и окраска, величина, структура тела и некоторые процессы физиологического порядка, кроме температуры, являются ответом организма и на другие внешние раздражения. Так, например, первое, весеннее, поколение обитающей в Европе бабочки *Araschnia levana* — *prorsa* L. имеет рыжие крылья; второе, летнее, поколе-

ние — черные крылья. Первоначально эти поколения считали даже за отдельные виды бабочек, первое поколение было названо *Vanessa levana* L., а второе — *V. prorsa* L.

Позднее специальными опытами (Зюферт, 1924, 1927) было доказано, что если развитие куколок этой бабочки происходит без диапаузы при температуре  $15\text{--}30^{\circ}\text{C}$ , то появляется «летняя», темная форма бабочек, если же развитие прерывается диапаузой или если оно протекает при температуре от 0 до  $10^{\circ}\text{C}$ , отрождаются бабочки рыжей «весенней» формы. Но действие высокой температуры после диапаузы не способно уже вызвать появление формы *prorsa*. Как установлено за последнее время (Данилевский, 1961 и др.), даже при одной и той же температуре в  $26^{\circ}\text{C}$  гусеницы, воспитывавшиеся круглосуточно при свете, дают только форму *prorsa*, а освещавшиеся по 9 ч в сутки — только форму *levana*. При воспитании гусениц в темноте 77,6% куколок впадают в диапаузу и дают рыжих бабочек, а 22,4% развиваются без диапаузы и дают бабочек черных. Так что в данном случае решающим оказалось влияние уже не температуры, а освещения (материалы о влиянии света на насекомых изложены в главе 8).

Есть данные, что разная температура может вызывать изменения в величине отдельных частей тела, например, относительной длины крыльев у пчел, мухи *Drosophila virilis* Sturt., жука большого мучного хруща (*Tenebrio molitor* L.).

Развитие при резко отличающихся температурных условиях может повлиять на число личиночных линек у некоторых насекомых, например, саранчовое *Melanoplus mexicanus* Sauss. линяет при температуре  $22\text{--}27^{\circ}\text{C}$  6 раз, а при температуре  $33\text{--}37^{\circ}\text{C}$  — 5 раз (Паркер, 1929, 1930), личинки *Sphodromantis viridis* Forsk. при  $25^{\circ}\text{C}$  имеют 5 линек, а при  $37^{\circ}\text{C}$  — 9—11 линек (Пржибрам, 1909).

Развитие личинок при различных температурах нередко ведет к изменениям в величине имаго; это отмечалось, например, для мухи *Drosophila melanogaster* Mg., синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala* Pall.), наездника *Habrobracon juglandis* Say., платяной моли (*Tineola biselliella* Hum.), дубового шелкопряда (*Lasio-campa quercifolia* L.).



Приспособление насекомых к температуре среды часто выражается в их перемещениях. В странах с умеренным и холодным климатом большинство насекомых залегает в зимнюю спячку в более защищенные от морозов места, например, под чешуйки коры деревьев, в опавшую с деревьев листву; почвенные насекомые уходят в более глубокие непромерзающие слои почвы и т. д.

Личинки жуков нарывников (род *Mylabris* Fbr.) и личинки красноглазого шпанки (*Epicauta erythrocephala* Pall.), которые заканчивают осенью питание в кубышках саранчовых (*Acridodea*), находящихся в поверхностных слоях почвы, покидают кубышки, уходят в почву на глубину 10—40 см и превращаются там в фазу ложной куколки. Весной из ложных куколок отрождаются снова личинки. Эти личинки не питаются, и все их биологическое назначение сводится к выползанию для окукливания в поверхностные слои почвы. Взрослые нарывники и шпанки имеют слабо хитинизированные покровы тела и с большой глубины в плотных почвах (саранчовые, за счет яиц которых развиваются личинки нарывников и шпанки, закладывают яйцевые кубышки на плотных, необработанных почвах) выбраться не могли бы. Ложная куколка нарывников и шпанок имеет плотную поверхностную оболочку, которая, по-видимому, также лучше предохраняет зимующую фазу от вымерзания, по сравнению с личинками.

Подобная же картина наблюдается у многих видов жуков маек (род *Meloe* L.), личинки которых питаются запасами ячеек диких пчел, устраивающих гнезда в верхних почвенных слоях. Избыточный метаморфоз с наличием стадии ложной куколки здесь легко может быть объяснен, как адаптивное к зимним низким температурам явление (Языков — Захваткин, 1931).

Личинки почвенных насекомых занимают в почвах различную глубину в зависимости от ее температуры (рис. 22).

При температурах среды, превышающих оптимальную, многие насекомые перемещаются в более прохладные, сильнее затененные места, например, в пустынных местностях в часы сильного нагрева почвы многие насекомые забираются на растения, или, как мы наблюдали в Каракумской пустыне, зарываются в песок на

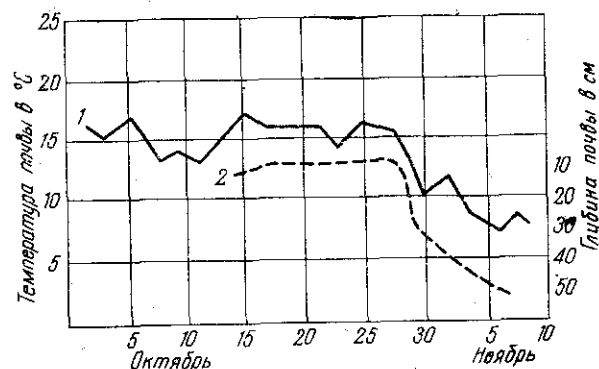


Рис. 22. Вертикальное перемещение личинок мраморного хруща (*Polyphylla olivieri* Cast.) в зависимости от температуры почвы (по Принцу):

1 — средняя температура почвы (в °C) на глубине 20 см,  
2 — движение личинок хруща

глубину, где находятся влажные, менее нагреваемые слои (эти наблюдения относились в основном к жукам чернотелкам — *Tenebrionidae*). Личинки азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) при температуре воздуха выше 50° С забираются в тень растений и прекращают движение. Движение личинок первого возраста у этой саранчи начинается утром при нагревании поверхности почвы до 12—13° С, движение личинок последующих трех возрастов — при температуре 14—16° С и личинок старшего возраста — при температуре 20—22° С (Никольский, 1925). Богарный прусик (*Calliptamus turanicus* Tarb.) при температуре выше 37° С прекращает питание и забирается в тень. При высокой температуре жуки большого соснового слоника (*Hylobius abietis* L.) уходят с освещенной части лесных вырубок на менее прогреваемую, неосвещенную, зарываются в мох и переходят к активной жизни лишь после спадения дневной жары (Воронцов, 1960).

Шишковая огневка (*Dioryctria abietella* Schiff.) повреждает шишки лиственниц в Орловской области преимущественно в наиболее прогреваемых частях кроны (Воронцов, 1960), а шишковая пяденица (*Eupithecia abietaria* Goeze.) в Сибири, наоборот, кон-

центрируется в нижней части деревьев, с северной их стороны (Флоров, 1951).

По предложению Вильямса (Боденгеймер и Шенкин, 1928), температура, привлекающая большинство особей в популяциях, получила название термического преферендума.

Вопрос о том, имеется ли для каждой стадии развития каждого вида насекомых вполне определенная предпочитаемая температура, до конца сороковых годов являлся дискуссионным. Одни авторы отвечали на этот вопрос положительно (Граевский, 1946 и др.), другие — отрицательно (Рубцов, 1935 и др.), третьи, на основе преимущественно лабораторных работ, подчеркивали, что термический преферендум зависит от условий, к которым насекомые привыкли (Гертер, 1925; Боденгеймер и Шенкин, 1928). Специальное изучение этого вопроса (Ликвентов, 1949; Уэллингтон, 1950 и др.) показало, что термический преферендум находится в большой зависимости от условий среды. Он неодинаков в разные сезоны, в разные часы суток и зависит также от температуры, при которой развивался этот вид ранее, следовательно, и от климата в разных частях ареала.

Согласно Уэллингтону (1950), гусеницы еловой листовертки (*Choristoneura fumiferana* Clem.) в Канаде активны при температуре их тела не выше 38° С, причем температура эта обычно на 11—12° С выше окружающей. Весной гусеницы питаются почками, нагревающимися на 8° С выше окружающего воздуха; летом они питаются сначала на хвое, когда же наступает жаркая погода и температура их тела приближается к 38° С, они перемещаются в наиболее прохладные места дерева, на побеги и ствол или спускаются на землю.

По исследованиям Ликвентова (1949), в Ленинграде жужелицы *Pseudophonus pubescens* Müll. предпочитают зону температур в пределах 20—30° С. Весной, после выхода из мест зимовки, отмечаются лишь незначительные изменения преферендума в разные часы суток, с наиболее заметным повышением между 10 и 13 ч. В период же наступления половой зрелости происходят отчетливые ритмические суточные сжатия и расширения диапазона преферендума. Наиболее высокие тем-

пературы предпочитают жуками в дневные часы, наиболее низкие — ночью (рис. 23). Эти исследования показали также, что суточный ритм предпочитаемых температур долго сохраняется даже в том случае, если жуков содержат при постоянной температуре — требовалось около месяца для его нарушения. В течение сезона, с нарастанием температуры в природе, повышается и термический преферендум жуков, достигая максимума у самцов 20 июня, у самок 2 июля. Осенью термический преферендум начинает снижаться (рис. 24).

Сезонные миграции и суточные перемещения насекомых, обмен видами между биотопами, как отчасти видно из приведенных примеров и как было видно из предыдущей главы, частично стимулируются влиянием температуры.

Температура среды обитания оказала несомненно большое влияние на формирование жизненных форм насекомых, о которых говорилось в 4 главе. Так, например, живущие на сильно прогреваемых участках жуки кравчики (роды *Lethrus* Scop., *Abrognathus* Sem. et Medv., *Ceratodirus* Fisch.) в Средней Азии укрываются в наиболее жаркие часы суток в норки, обладая для рытья норок специфическими структурными чертами (копательные ноги, сильно развитая переднегрудь и т. д.).

Все вышеуказанные приспособительные и защитные признаки морфологического и физиологического порядка

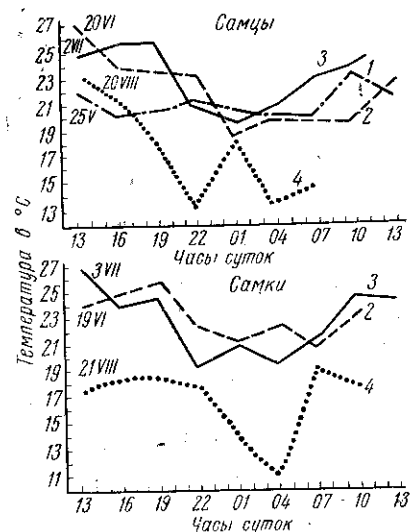


Рис. 23. Изменения суточной динамики температурного преферендума жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. (по Ликвентову):

1 — в период весеннего питания, 2 — в период полового созревания, 3 — в период спаривания и яйцекладки, 4 — в период подготовки к зимовке

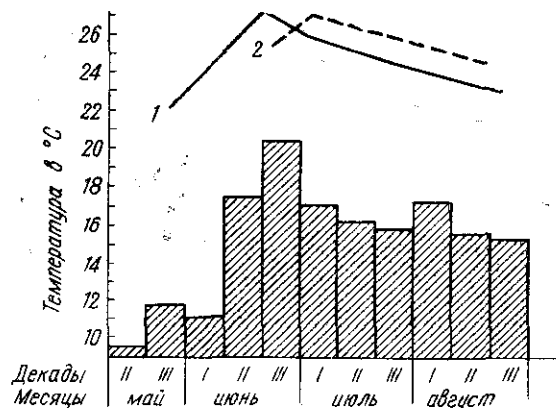


Рис. 24. Сезонная динамика температурного предпочтения жуков *Pseudophonus pubescens* Müll. (по определениям в 13 ч) (по Ликвентову):

1 — предпочтением самцов, 2 — предпочтением самок

и особенности поведения в очень большой или, во всяком случае, значительной мере обусловлены влиянием температуры среды обитания.

Температура оказывает очень большое, прямое и косвенное влияние на все стороны жизни насекомых (Уваров, 1931 и др.). Температура в большой мере определяет быстроту онтогенеза насекомых, продолжительность жизни и часто плодовитость имаго, прожорливость и подвижность насекомых, темпы их смертности. Таким образом, от температуры окружающей среды очень зависит численность популяций насекомых и их поведение. Понимание относящихся к этим вопросам закономерностей имеет большое практическое значение, позволяя до некоторой степени предвидеть предстоящие темпы размножения вредных и полезных видов, использовать эти закономерности при борьбе с вредными видами и при утилизации видов полезных. Температура оказывает большое влияние на формирование биоценозов и географическое распространение насекомых.

Влияние температуры на быстроту онтогенеза насекомых проявляется особенно резко. Эмбриональное и постэмбриональное развитие насекомых и быстрота развития их половых продуктов (яиц и спермы) при

более высоких температурах (в известных пределах), как правило, ускоряются. Цикл развития в таких случаях сокращается, и насекомое размножается быстрее. Листовой люцерновый слоник (*Phytonomus variabilis* Hbst.), например, при температуре 17,6° С развивается от яйца до имаго 56 дней, при температуре 21,2° С — 34 дня и при температуре 22° С — 31 день (Яхонтов, 1934).

Божья коровка *Semiadalia undecimnotata* Schneid. при температуре 27° С развивается около 16 дней, а при температуре 22° С — 30 дней (Яхонтов, 1950).

Самки шведской мухи (*Oscinosoma frit* L.) становятся способными откладывать яйца при температуре 22° С через 10 дней после отрождения из куколок, при 17° С — через 14 дней, при 14° С — через 36—38 дней.

Длительность жизни насекомых при более высоких температурах сокращается не только в преимагинальных стадиях благодаря более быстрому их развитию, но и во взрослой фазе. Плодовая муха (*Drosophila melanogaster* L.), например, в проведенных Лёбом (1916) опытах жила в зависимости от температуры и типа питания разное число дней:

При температуре в °С	При кормлении водой	При кормлении жидким сахарным сиропом
34	2,1 дня	6,2 дня
28	2,4 "	7,2 "
24	2,4 "	9,4 "
19	4,1 "	12,3 "
14	8,3 "	—
10	11,9 "	—

Ускорение развития насекомых при повышении температуры окружающей среды объясняется тем, что, во-первых, температура тела насекомых непостоянна и в значительной степени зависит от температуры среды, и, во-вторых, тем, что все химические процессы протекают при более высоких температурах быстрее.

В первые полтора десятилетия XX столетия было очень распространено мнение о том, что всякий организм представляет собой простую физико-химическую систему, в основном коллоидального характера, и потому допускалось, на чем особенно настаивал Канитц, что течение химических процессов в организме должно под-

чиняться правилу, установленному Вант-Гоффом и детализированному Аррениусом. Согласно этому правилу, скорость химических процессов возрастает в 2—3 раза с увеличением температуры на 10°С. Позднее было установлено, что правило Вант-Гоффа — Аррениуса не отвечает многим фактам, выявленным в опытах воспитания насекомых.

Так, например, при воспитании мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) при температуре от 13,45 до 18,8°С и при температурах 27,25°С и выше Круг (1914) получил данные, не соответствующие этому правилу. Сам Канитц (1915) констатировал, что с повышением температуры лишь в известных пределах физико-химические процессы ускоряются. Позднее это было доказано многими исследователями, и правило Вант-Гоффа — Аррениуса подверглось по отношению к живым организмам обстоятельной критике. Развитие насекомых ускоряется в известных пределах с повышением температуры, но температурный коэффициент правила «Q 10» в действительности не остается постоянным при разных температурах; с повышением температуры он уменьшается. Неприменимость правила Вант-Гоффа — Аррениуса к развитию живых организмов объясняется тем, что организм отнюдь не является простым химическим веществом; это сложная живая, динамическая система влияющих друг на друга биохимических процессов. Изменения температуры влияют не только на быстроту, но и на химическое состояние организма, на характер метаболизма (Белерадек, 1935 и др.).

Развитие насекомых происходит в известных температурных пределах; есть температуры, ниже которых и выше которых развитие останавливается. Эти температурные пределы обычно называют нижним и верхним порогами развития (Блунк, 1923; Боденгеймер, 1926 и др.). Против этого термина были, однако, в литературе возражения (Кожанчиков, 1936, 1937), причем предлагалось заменить слово «порог» словом «предел». Нижний порог, или предел развития, иногда называют также температурной нулевой точкой (Фридерикс, 1930) или биологическим нулем (Наумов, 1935 и др.). В литературе для этого понятия был применен также термин «критическая точка холода» (Сандерсон, 1908); однако последний термин не-

приемлем, так как он уже ранее был предложен Бахметьевым для иного понятия (см. ниже), что и было подчеркнуто Боденгеймером (1926) в его сводной работе о зависимости длительности развития насекомых от температуры.

Температура, лежащая выше нижнего порога и ниже верхнего порога развития, получила название эффективной температуры. Величина эффективной температуры в каждом конкретном случае определяется разностью между фактической температурой среды и температурой нижнего порога развития.

Для прохождения каждой стадии развития того или иного вида насекомых, как установлено очень многими исследованиями, требуется определенная сумма эффективных температур или тепловая постоянная (тепловая константа) (ниже будет показано, что константность суммы эффективных температур более или менее относительна). Для определения ее Сандерсоном и Пирсом (1917), а затем Блунком (1923) предложена формула:

$$X = (T - c)t,$$

где  $T$  — температура, при которой совершалось развитие;

$c$  — температура порога развития (следовательно, разность  $T - c$  выражает эффективную температуру);

$t$  — число дней (или часов) развития.

Сандерсон и Пирс на основании более 400 опытов, при которых воспитывалось при различных температурах свыше 400 000 экземпляров различных насекомых, установили, что зависимость быстроты развития фаз насекомых от температуры может быть выражена в виде кривой по формуле гиперболы (рис. 25).

Метод гиперболы (развития) сейчас широко используется для приближенного определения длительности развития насекомых в зависимости от температуры и установления числа их генераций в течение года. По методу суммы эффективных температур и методу гиперболы служба карантина против вредителей и болезней растений может ориентировочно определять возможность и быстроту размножения отсутствующих в данной местности вредных насекомых, в случае заноса их

в эту местность, следовательно, необходимость или бесцельность установления против них законов карантинного порядка. При наличии метеорологических прогнозов он может быть использован в какой-то мере для прогнозов численности насекомых.

Для использования метода гиперболы необходимо экспериментальное определение длительности развития

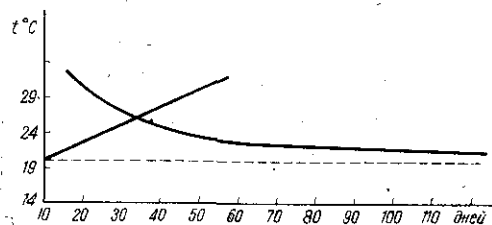


Рис. 25. Гипербола развития божьей коровки *Brumus octosignatus* Gebi. (ориг.)

насекомого при нескольких (минимум двух, как требует формула гиперболы) температурах, пользуясь термостатом. После этого математически определяется порог развития, а затем и продолжительность развития насекомого при любой температуре.

Допустим, что число дней развития при произвольно взятой температуре  $T$  равно  $t$ , а при температуре  $T_1$  оно равно  $t_1$ , тогда мы будем иметь два уравнения:

$$X = (T - c)t \text{ и } X = (T_1 - c)t_1,$$

где величины  $X$  и  $c$  (сумма эффективных температур и нижний порог развития) для данного вида насекомых константны и одинаковы в обеих формулах. Эти формулы для определения неизвестных величин могут быть решены как система двух уравнений:

$$(T - c)t = (T_1 - c)t_1,$$

или после раскрытия скобок:

$$Tt - ct = T_1t_1 - ct_1.$$

При перенесении неизвестных величин в одну часть полученного равенства, имеем:

$$ct_1 - ct = T_1t_1 - Tt.$$

Вынесем неизвестную величину за скобки:

$$c(t_1 - t) = T_1t_1 - Tt.$$

Следовательно,

$$c = \frac{T_1t_1 - Tt}{t_1 - t}.$$

Определив  $c$  (порог развития), легко определить и  $X$  (сумму эффективных температур), подставив полученную для порога развития величину в одно из уравнений:

$$X = \left( T - \frac{T_1t_1 - Tt}{t_1 - t} \right) t.$$

После определения порога развития и тепловой постоянной, по формуле:

$$X = (T - c)t$$

может быть установлена продолжительность развития насекомого и для любого показателя температуры:

$$t = \frac{X}{T - c}.$$

Нанося известные нам точки относительно системы двух прямоугольных координат (см. рис. 25, где порог развития равен  $20^\circ\text{C}$ ), в том числе точку порога развития, и, соединив их линией, мы получаем кривую — гиперболу. По вертикальной оси (ординат) отмечаются данные температуры, по горизонтальной оси (абсцисс) — число дней развития. В точке порога развития гипербола почти параллельна горизонтальной оси; т. е. развитие при данной температуре равно бесконечности.

Опустив перпендикуляр из любой точки гиперболы на пересекающиеся под прямым углом оси, мы установим продолжительность развития насекомого при известной нам температуре, и, наоборот, определим температуру при известной длительности развития.

Гиперболы развития насекомых можно построить как для полного цикла развития насекомого от яйца до имаго, так и для отдельных его стадий. Учитывая, что порог развития и тепловая постоянная для различных стадий неодинаковы и что в некоторых случаях, как об этом говорилось во второй главе, продолжительность

развития одной стадии насекомого может оказывать влияние на длительность другой, данные гиперболы для всего онтогенеза в целом более точны, если они основаны на материалах для каждой стадии развития в отдельности.

Для установления числа генераций насекомого в году необходимо знать средние суточные температуры за период, когда в данной местности возможно его развитие, определить общую сумму среднесуточных температур за этот период и затем разделить ее на тепловую постоянную интересующего нас вида.

Допустим, что сумма эффективных температур в году равна  $3000^{\circ}\text{C}$ , тепловая постоянная  $1000^{\circ}\text{C}$ . В этом случае насекомое теоретически может иметь тройную генерацию.

Следует все же иметь в виду, что фактически развитие насекомых происходит не при постоянной, а при переменной температуре. Данные средней температуры по показаниям метеорологических станций нередко несколько отличаются от температуры мест обитания насекомого, порог развития и сумма эффективных температур могут несколько зависеть от температурных условий, при которых развивались предыдущие стадии и даже предыдущие поколения, и, главное, быстрота развития насекомых зависит не только от температуры, но также и от многих других условий среды (влажности, пищи и прочих).

Насколько велико может быть значение других сопутствующих факторов окружающей среды, будет видно из следующих глав, значение же влияния колебаний температуры в период развития, колебаний в величине нижнего порога развития и, следовательно, эффективной температуры, а также суммы эффективных температур можно видеть из следующих примеров.

Порог развития прониимфы летнего поколения лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) колеблется в пределах  $17-18^{\circ}\text{C}$  (Кожанчиков, 1935, 1937). Боут (1935) установил, что порог развития яиц мельничной огневки (*Ephestia kühniella* Zell.) неодинаков в зависимости от температуры, при которой происходила яйцекладка бабочек. Лишь относительное постоянство порогов развития и их зависимость от физиологического состояния насекомого отмечена для комаров *Aedes communis* De

Geer (Шленова) и *A. caspius dorsalis* Mgn. (Хелевин, 1957).

В нашей работе с листовым люцерновым слоником (*Phytonomus variabilis* Hbst.) порог развития яиц колебался от  $11,5$  до  $13,2^{\circ}\text{C}$  (в среднем  $12,2^{\circ}\text{C}$ ), порог развития личинок — от  $10,2$  до  $15,2^{\circ}\text{C}$  (в среднем  $12,5^{\circ}\text{C}$ ) и порог развития куколок — от  $10,4$  до  $12,8^{\circ}\text{C}$  (в среднем  $11,6^{\circ}\text{C}$ ) (Яхонтов, 1934).

Значение колебаний температуры для развития разных видов насекомых неодинаково. Имеет значение, кроме того, и размах колебаний. Развитие хлопковой тли (*Aphis gossypii* Glov.) и акациевой тли (*A. laburni* Kltzb.), например, при суточных колебаниях температуры более  $10^{\circ}\text{C}$  угнетается, меньшие же температурные амплитуды не оказывают заметного влияния (Яхонтов, 1930).

Небольшые температурные колебания, в большинстве случаев, несколько ускоряют течение онтогенеза у насекомых; это было установлено, например, для яиц саранчи *Melanoplus atlantis* Rly. (Чепман, 1925), для различных стадий развития яблочной плодовой гусеницы (*Carpocapsa pomonella* L.), причем в опытах Шелфорда ускорение, по сравнению со сроками развития при постоянных температурах, для яиц плодовой гусеницы достигало 7%, для гусениц — 8% и для куколок — 7% (Шелфорд, 1929). Согласно Паркеру, развитие личинок саранчи *Melanoplus mexicanus* Sauss. при колебаниях температуры от  $22$  до  $27^{\circ}\text{C}$  ускоряется, по сравнению с продолжительностью развития при соответствующих средних температурах, на 12% и при колебаниях температуры от  $12$  до  $27^{\circ}\text{C}$  — на 25,8% (1930).

В опытах Кука с гусеницами совки *Chorizagrotis auxiliaris* Grt. выяснилось, что ускорение развития зависит и от продолжительности воздействия отдельных температур (1927).

В отношении развития яблочной плодовой гусеницы в опытах Хидли (1929) были получены результаты, резко расходящиеся с цитированными данными Шелфорда — колебания температуры при этом не только не ускоряли, а даже замедляли развитие. Это доказывает, что характер влияния температуры может при известных условиях сильно зависеть и от других сопутствующих факторов внешней среды или от физиологического состоя-

ния насекомого. Замедление развития при колебаниях температуры, по сравнению со сроками развития при соответствующих средних температурах, были отмечены также для тлей (Хидли, 1914). Боденгеймер (1926) считает, что в природе при средних температурах, равных постоянной температуре в лаборатории, развитие насекомых занимает всегда более продолжительное время. Маслинная муха (*Dacus oleae* Rossi.), например, в открытой природе при средней температуре в 23° С развивается 24 дня, в лаборатории в тот же срок она завершает развитие уже при температуре 18° С.

Наше изучение экологии листового люцернового слоника (Яхонтов, 1934) позволяет присоединиться к мнению Боденгеймера, но мы имели и исключения из установленного правила. В природных условиях при среднесуточной температуре 24,1° С жук развивался у нас 26 дней (температура измерялась в обычные принятые метеорологической службой часы непосредственно в местах обитания слоника), при этой же постоянной температуре в термостате его развитие требует 25 дней; при среднесуточной природной температуре 23,8° С развитие в природе и термостате требовали соответственно 27 и 25,7 дня; но среднесуточная природная и постоянная термостатная температура 22,3° С обусловила практически равный период онтогенеза — 29 и 29,6 дня (даже чуть больший срок в лабораторной обстановке).

Опыты Людвига и Кэбла (1934) выявили, что действие температурных колебаний не равнозначно при различном физиологическом состоянии насекомого, а также зависит от того, происходит ли во время развития понижение или повышение температуры, т. е. от направления температурных колебаний. Развитие насекомых обычно замедляется при колебаниях температуры до пределов выше оптимальной для развития; при колебаниях в зоне между температурным оптимумом развития и нижним порогом развития, они не оказывают заметного влияния на скорость развития; если же колебания температуры не превышают оптимума развития, но заходят за температуру нижнего порога развития, они ускоряют развитие (рис. 26). По Кожанчикову (1952, 1959), у гусениц непарного (*Porthetria dispar* L.) и дубового (*Antherea pernyi* Guer.) шелкопрядов изменения температурного режима становятся депрес-

сивным фактором развития только в том случае, когда они ведут к сокращению поедаемой ими пищи.

Все вышеизложенное подтверждает, что метод суммы эффективных температур и гипербола развития может дать не абсолютно точные, а лишь более или менее приближенные показатели. Расхождение теоретических данных с фактическими обычно все же не очень значительно. Колебания температуры в природных условиях за период развития насекомых

лишь редко опускаются (и то только в ранневесенний период и не на продолжительное время) ниже нижнего порога (предела) развития и еще реже (и то лишь в самое жаркое время сезона и на очень короткий срок) могут подниматься выше верхнего порога развития. На основании изучения соответствующей литературы Кожанчиков (1937) утверждал, что отклонения сроков развития, зависящие от колебаний температуры, лежат обычно в пределах всего нескольких часов, реже суток.

Все же следует иметь в виду, что у некоторых насекомых число поколений в году закреплено наследственностью, и в местностях со значительно более теплым климатом они дают в году столько же поколений, сколько и в более северных. Так, например, рапсовый долгоносик (*Ceuthorrhynchus assimilis* Payk.) при любых температурах не дает в году более одного поколения; божья коровка *Coccinella quinquepunctata* L. и *C. septempunctata* L. — более двух; хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus* L.) и медведка *Gryllotalpa gryllotalpa* L. как в Ленинградской области, так и в Средней Азии, дают только одно поколение; азиатская перелетная са-

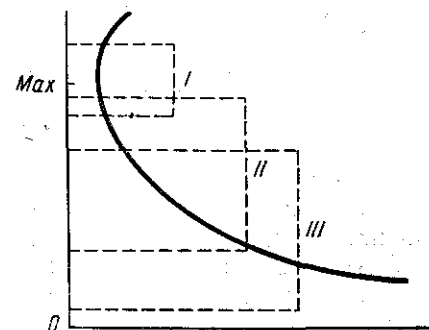


Рис. 26. Влияние температуры на длительность развития насекомых (по Людвигу и Кэблу):

I — область колебаний, приводящих к задержке развития. II — область колебаний, не влияющих на скорость развития (по сравнению с постоянной температурой). III — область колебаний, ускоряющих развитие.

ранча (*Locusta migratoria* L.) как в северных, так и в южных гнездилищах имеет годичную генерацию и т. д. Во многих случаях это объясняется тем, что температуре сопутствуют другие факторы среды, которые стимулируют диапаузу насекомых. Так, например, азиатская саранча имеет эмбриональную диапаузу, у второго поколения пяти- и семиточечных коровок половые продукты долгое время не развиваются (имагинальная диапауза).

Различные популяции многих видов насекомых на одни и те же факторы внешней среды реагируют неодинаково и поэтому диапауза может прерывать развитие некоторых из них, тогда как другие популяции при тех же условиях в диапаузу не впадают (Данилевский, 1956; Кожанчиков, 1959 и др.). Такая диапауза получила название факультативной. В комплексе условий среды, препятствующих проявлению факультативной диапаузы или стимулирующей ее, ведущую роль обычно играет температура.

Диапауза может быть вызвана также физиологическим состоянием отдельных особей среди популяций. Так, для некоторых видов насекомых установлено, что отдельные особи при тех же самых условиях среды, при которых другие особи продолжают развиваться, впадают в диапаузу. У яблочной плодовой гусеницы (*Carpocapsa pomonella* L.) в Ташкенте, где она дает нормально три поколения в году, около 5% закончивших питание гусениц первого поколения впадает в диапаузу до весны следующего года, в начале августа в диапаузу впадает 16% гусениц и около середины августа — 60%. Подобное явление, вероятно, может рассматриваться как видо-вое гарантийное приспособление вида на случай гибели нормально развивающихся особей от каких-либо неблагоприятных условий в дальнейшем. Причины, вызывающие диапаузу лишь у части особей в одной и той же популяции, пока исследованы недостаточно.

При использовании метода гиперболы точность расчетов увеличивается, если на график наносят средние цифры, полученные при нескольких опытах воспитания насекомых при одних и тех же температурах и при возможном большем количестве испытываемых температур. При использовании суммы эффективных температур для определения возможного числа поколений насекомого

в течение года желательно иметь для данной местности многолетние средние суточные температуры.

Яниш (1925, 1927), учитывая вышеупомянутые материалы Крога и анализируя данные, полученные Сандерсоном по длительности развития *Margaropus annulatus* Say. в зависимости от температуры, и особенно на основе своей большой работы по развитию яиц мелличной огневки (*Ephestia kueiella* Zell.) показал, что

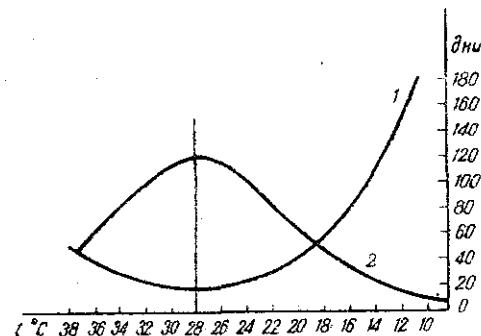


Рис. 27. Длительность и скорость развития яиц *Margaropus annulatus* Say. в зависимости от температуры (по Янишу):

1 — длительность развития (цепная линия),  
2 — темпы ускорения

ускорение развития насекомых не пропорционально повышению температуры. Для *M. annulatus* Say., в частности, при температуре выше 28° С наступает уже замедление развития (рис. 27), между тем это замедление и верхний порог развития не могут быть отображены по методу гиперболы. Яниш указывает, что к биологическим процессам не применимо не только правило Вант-Гоффа, но что и сумма температур недостаточно удовлетворительна. Он устанавливает необходимость учета динамики явлений. Анализ материалов, определяющий, как зависит длительность развития насекомых от температуры, привел Яниша к тому, что он вместо формулы гиперболы установил более совершенную формулу цепной линии:

$$y = \frac{m}{2} (a^x + a^{-x}),$$

где  $y$  — длительность развития,



$m$  — постоянное для вида минимальное необходимое для развития время;

$a$  — константа, обозначающая крутизну цепной линии,

$x$  — температура, при которой происходит развитие.

Цепная линия — это кривая, по которой располагается абсолютно гибкая цепь, подвешенная за оба конца. Эта кривая и есть графическое выражение того, как зависит длительность развития насекомого от температуры. Иногда ее называют также экспоненциальной кривой Яниша (см. рис. 27).

По формуле Яниша, однако, величина  $m$  должна определяться лишь специальными экспериментами, а это далеко не простое дело. Определение константы  $a$  может быть проведено по формуле:

$$\log a = \frac{1}{x} \left( \log y - \log \frac{m}{2} \right).$$

Яниш иллюстрирует свой метод на примере развития яиц мельничной огневки (*Ephestia kühniella* Zell.). Он установил, что эмбриональное развитие яиц при температуре 29,6°С минимально и равно 3,75 суток; величина  $a$  при продолжительности развития 21,8 суток равна 1,164.

Метод Яниша более точен, чем метод гиперболы Блунка, но он очень сложен для определения величины  $m$  его формулы и потому в настоящее время почти не находит практического применения. Тем более, что в пределах обычных температур, при которых протекает развитие насекомых в природных условиях, наиболее простая для вычисления кривая — гипербола и более сложная цепная линия очень близки между собой. Это уже не раз отмечалось и в литературе. Очень четко выразил это в свое время Мартини (1928).

Еще ранее работ Сандерсона, Пирса, Блунка и Боденгеймера Прохнов (1907, 1908, 1914) разработал несколько отличающийся способ определения зависимости скорости развития насекомых от температуры. Метод Прохнова не требует ни определения суммы эффективных температур и порога развития, необходимых для построения гиперболы, ни минимальной скорости развития, необходимой для построения экспоненциальной кривой Яниша. Он состоит в том, что, экспериментально

получив ряд данных по скорости развития насекомого при различных температурах, следует разделить единицу на соответствующее число дней (или часов) развития при этих температурах.

Эта условная единица представляет собой весь период развития, а частные от деления ее на длительность развития при разных температурах представляют индексы развития насекомого при этих температурах, т. е. показывают, какую часть онтогенеза завершает насекомое за сутки (или час) при этой температуре (или, если изучается скорость развития какой-либо фазы метаморфоза — яйца, личинки, куколки, то какая часть развития этой фазы завершается за сутки или час). Поясним этот метод данными нашего изучения экологии очень теплолюбивого вида божьих коровок *Brumus octosignatus* Gebl. (порог развития этого вида равен 20°С). При 22°С брумус развивается 50 дней, при 24°С — 40 дней, при 27°С — 22,5 дня и при 29°С — 20 дней (см. рис. 25). Поделив единицу на указанные числа дней развития, получаем следующие индексы развития: при 22°С — 0,02; при 24°С — 0,025; при 27°С — 0,044 и при 29°С — 0,05.

Если нанести индексы развития насекомого на график в системе двух прямоугольных координат, то будет получена линия скорости развития. Такой график позволяет определить вероятную скорость развития данного насекомого при любом ожидаемом температурном режиме. Изучив скорости развития яиц или куколок 15 видов насекомых (14 видов бабочек и куколок наездника *Microgaster nemorum* Htg.) и построив для них линии скорости развития, Прохнов убедился, что имеется определенная закономерность: линии эти представляют сначала очень вытянутую s-образную кривую, а затем, достигнув наибольшей высоты, соответствующей наиболее быстрому развитию, круто изгибаются и падают к нулю, т. е. развитие далее резко удлиняется и затем полностью прекращается. Эта закономерность представлена им графически обобщенно по данным для всех 15 видов (рис. 28).

Поскольку индекс развития — величина условная, для облегчения его вычисления Прохнов в своей работе стал делить не единицу, а число 10 на показатели длительности развития.

Шелфорд (1929), критикуя неточность метода гиперболы особенно за то, что невозможно при помощи гиперболы определить верхний порог развития, несколько видоизменяет также и метод Прохнова, он исчисляет индексы развития в процентах от всей

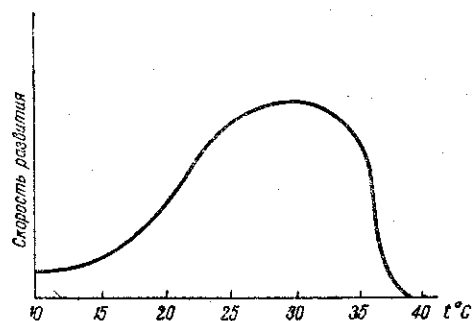


Рис. 28. Скорость развития насекомых в зависимости от температуры (по Прохнову и Уварову)<sup>1</sup>.

длительности развития. Исчисление производится по формуле:

$$\frac{100}{x} = v,$$

где  $v$  — скорость развития за единицу времени — за сутки или час,

$x$  — длительность развития данной стадии при данной средней температуре.

Прохнов и Шелфорд, следовательно, предлагают суммировать не эффективные температуры, как это требуется при методе гиперболы, а условные индексы. Этот способ определения скоростей развития некоторые экологи (Кожанчиков, 1937) считают вполне удобным.

Конечно, точность метода Прохнова — Шелфорда также относительна, поскольку на развитие насекомых оказывает влияние не только температура, но в какой-то мере и многие другие сопутствующие ей факторы.

<sup>1</sup> У Прохнова (1908) градации температуры нанесены на оси ординат, Уваров (1931) перенес их на ось абсцисс, чтобы отразить разницу скорости развития, отображаемой по методу гиперболы.

Скорость развития насекомого в зависимости от температуры в том смысле, как это указано при описании метода Прохнова, величина, обратная длительности развития.

Если длительность развития насекомого, как функция температуры, выражается уравнением гиперболы  $xy = c$ , то, следовательно, обратная величина (реципрока гиперболы) может быть определена обратным уравнением:

$$x \frac{1}{y} = c, \text{ или } \frac{x}{y} = c:$$

Последнее же уравнение является уравнением прямой линии.

На рис. 25 изображена гипербола развития божьей коровки *Brumus octosignatus* Gebl. и ее реципрока; последняя, естественно, начинается в точке порога развития (20° C). Эта реципрокная к гиперболе прямая линия характеризует скорость развития насекомого (ускорение развития с ростом температуры; см. ранее приведенные для иллюстрации метода Прохнова цифры).

Поскольку гипербола, по вышеуказанным причинам, не может вполне точно установить зависимость длительности развития насекомого от температуры, то и ее реципрока не может точно установить влияние температуры на скорость развития.

Реципрока к цепной линии Яниша может быть определена по формуле:

$$y = \frac{2}{m} (a^x + a^{-x}).$$

Графически она имеет вид s-образной кривой, которая до пределов температур, ускоряющих развитие насекомого, на концах изогнута очень слабо, а на большом протяжении почти прямая (см. рис. 27). Естественно, что и на кривых зависимости скорости развития насекомых от температуры, по Прохнову, та часть, которая расположена в пределах ускорения развития, имеет форму очень сильно вытянутой буквы s; причем в средней части этого отрезка она почти прямая (рис. 28). Круг (1914) приводит кривую скорости развития для куколок мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) до угнетающих куколку высоких температур, которая имеет вид почти

совершенно прямой линии, загибаясь лишь на концах (рис. 29).

Таким образом, реципрока гиперболы развития насекомых в зависимости от температуры в пределах, когда повышение температуры ускоряет развитие, т. е. практически почти при всех природных температурных

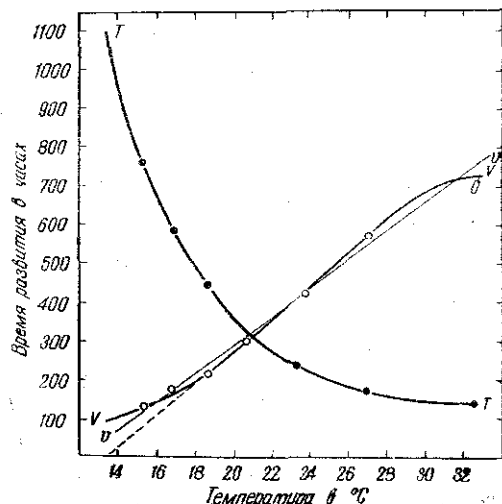


Рис. 29. Продолжительность развития куколок большого мучного хрущака в часах ( $T$ ) и реципрока — скорость их развития ( $V$ ) (по Кругу)

условиях, оказывается близкой к реципроке цепной линии. Это еще раз говорит в пользу практического преимущества использования более простого метода гиперболы по сравнению с методом Яниша. Если же важно определить, какую часть развития насекомое завершает за единицу времени (день или час) при той или иной температуре, это легко сделать по построенной гиперболе, деля единицу или 100 (в процентах) на число дней развития насекомого, соответствующее той или иной точке гиперболы (т. е. той или иной температуре).

Температурный оптимум жизненности насекомых, как правило, не совпадает с той температурой, при которой стадии развития их завершаются наиболее быстро,

оптимальная температура жизненности лежит обычно несколько ниже. При температурах, обуславливающих максимальную скорость развития, наблюдается в дальнейшем повышенный процент смертности (рис. 30). Лишь для некоторых, преимущественно южных и теплолюбивых, видов или для отдельных стадий их развития отмечалось совпадение оптимума жизненности и скорости развития; таковы, например, *Prodenia litoralis* F. (Яниш, 1930), личинки азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) (Предтеченский, 1934), гусеницы лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) (Знойко, 1934). Такое совпадение оптимума жизненности и развития Кожанчиков (1937) считает показателем теплолюбивости вида.

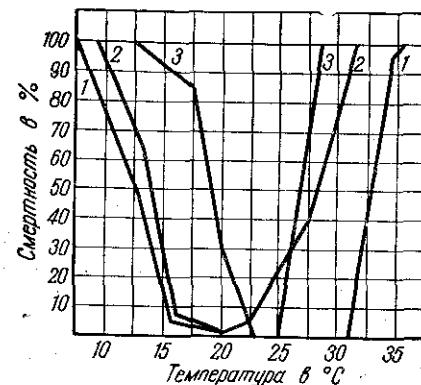


Рис. 30. Смертность гусениц при развитии в различных температурных условиях (по Кожанчикову): 1 — *Acrionicta rumicis* L., 2 — *Daseochia alpium* Osb., 3 — *Diphthera coenobita* Esp.

У некоторых насекомых, как, например, у малярийного комара *Anopheles hyrcanus* Pall., установлено сезонное изменение температурного оптимума интенсивности газообмена, осенью он ниже, чем весной (Чагин, 1948); это, очевидно, должно повлечь за собой и сезонное изменение всей жизненности.

Оптимум жизненности насекомых характеризуется в основном: а) наибольшей быстротой развития преимагинальных и имагинальной стадий при отсутствии смертности в преимагинальных стадиях; б) подвижностью, определяющей активность в отыскании пищи, противоположного пола для копуляции, мест для яйцекладки, возможности спасения от естественных врагов и т. д.; в) максимальной плодовитостью и г) отмиранием имагинальных фаз лишь после истощения потенциальных возможностей к размножению.

Оптимальной для активности подвижных насекомых температурой считают ту температуру, которая привлекает большинство особей популяций. Термический преферендум характеризует и наибольшую прожорливость их.

По данным Блунка (1923), максимальная прожорливость жука плавунца (*Dytiscus marginalis* L.) наблюдается, например, при температуре от 24 до 27° С. Согласно Тичаку (1925), гусеницы платяной моли (*Tineola biselliella* Hümm.) съедают больше пищи и эта пища лучше ими усваивается при температуре 20° С, чем при 30° С.

Взрослая чернополосная саранча (*Oedaleus decorus* Germ.) наиболее прожорлива при температуре 30—35° С, при температуре 36° С она совсем перестает питаться.

Температура, привлекающая большинство особей в популяциях того или другого вида и обеспечивающая их большую прожорливость, является температурой, к которой наиболее приспособлен обмен веществ у особей этих популяций.

Приспособление обмена веществ происходит, несомненно, не только непосредственно к температуре, но и к другим факторам среды, с которыми температура связана прямыми или косвенными связями, например к влажности, характеру пищи и т. д. Термотаксис стенобионтных видов, живущих постоянно в сходной среде, более постоянен. Платяную вошь (*Pediculus vestimenti* Nitz.) всегда привлекает температура в 28—31° С. Термический преферендум саранчового *Camnula pellucida* Scudd. определяется пределами 36,6—37,7° С, у комнатной мухи (*Musca domestica* L.) он равен 32—44° С. У эврибионтных видов имеет место привыкание, адаптация метаболизма к комплексу условий среды, что и определяет вышеупомянутую зависимость термического преферендума от предшествующих условий обитания.

Как правило, при более высоких природных температурах сокращается не только преимагинальный, но и имагинальный период жизни насекомых (благодаря более быстрому течению процессов метаболизма). Исключение составляют насекомые, впадающие в летнюю спячку. Однако имеется определенный температурный оптимум или хотя бы определенная оптималь-

ная температурная зона для исчерпания имагинальной стадией потенциальных возможностей размножения и максимальной их плодовитости.

Копуляция и яйцекладка (или живорождение) у насекомых совершаются в более или менее определенных для вида температурных пределах; для некоторых насекомых к настоящему времени установлены и оптимальные для яйцекладки температуры. Например, для яйцекладки лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) 25° С, для мухи меромизы (*Meromyza saltatrix* L.) оптимальная температурная зона для яйцекладки равна 20—30° С, для шведской мухи (*Oscinosoma frit* L.) 18—30° С, причем ниже 16° С последняя яйцекладку полностью прекращает.

Темпы яйцекладки и плодовитость насекомых, как правило, возрастают при повышении температуры до некоторого предела. Иногда, по-видимому, этот температурный предел может быть близок к пределу активности насекомого, за которым уже наступает тепловое оковение. Так, например, в опытах Шуберта (1928) 20 самок клопа *Piesma quadratum* Fieb. за 10 дней отложили при температуре 10—12° С 136 яиц, при температуре 18—20° С — 352 яйца, при температуре 37—40° С — 764 яйца.

У других насекомых температурные пределы повышения половой продукции лежат значительно дальше от предела, при котором наступает тепловое оковение. У листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.), например, тепловое оковение наступает при температуре, превышающей 25° С, главная же масса яиц откладывается уже в ранневесенний период и становится массовой при 13—15° С (Яхонтов, 1934). У бабочки кружковой моли (*Cemiosoma scitella* Zell.) наибольшая жизнедеятельность установлена при 23—24° С, хотя она живет и при значительно более высокой температуре (Синельникова). У злаковой тли (*Toxoptera graminum* Rond.) максимальный темп размножения наблюдается при температуре 20—25° С, хотя она активно продолжает размножаться и при температуре выше 35° С (Шелфорд, 1929).

На плодовитость насекомых могут оказывать влияние и колебания температуры в течение суток, например, малые суточные амплитуды температуры более

благоприятны, чем большие для размножения тлей *Aphis laburni* Kltnb., *A. gossypii* Glov., и *Xerophilaphis plotnikovi* Nevs., а суточный минимум ниже 10°С и суточный максимум выше 30°С сокращает их живорождение (Яхонтов, 1930).

Повышенные темпы яйцекладки и живорождения и даже повышенная плодовитость, однако, еще не означают повышения жизненности насекомого, как это отмечалось выше для быстроты развития насекомых в зависимости от температуры. При высокой половой продукции, стимулированной более быстрым созреванием яиц при повышенной температуре, нередко наблюдается более высокая смертность потомства. Яйца виноградных листоверток *Polychrosis botrana* Schiff. и *Clysia ambiguella* Hb. в жаркий период в Средней Азии погибают, например, на 50%. При длительной высокой температуре (и малой влажности воздуха) яйца яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus* Zell.) полностью погибают, что ограничивает распространение этого вредителя в Средней Азии, в связи с очень жаркими летам, поэтому яблоневая моль распространена там только в горных районах. Согласно Чепману (1930), плодовитость малого мучного хрущака (*Tribolium confusum* Duv.) при 27°С ниже, чем при 34°С, однако в первом случае из всех яиц отрождаются личинки, а во втором только из 76%. При яйцекладке, проходившей при 34°С, наблюдался в дальнейшем также более высокий процент смертности личинок и куколок, чем при яйцекладке, проходившей при 27°С.

Температурный оптимум жизненности для различных стадий развития насекомых и тем более для различных видов насекомых очень различен. Так, температурный оптимум жизненности для яиц озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) равен 25,3°С, для гусениц — 22,0°С, для куколок — 19,0°С (Кожанчиков, 1937). Некоторые прямокрылые (Orthoptera) в пустынях Палестины наиболее деятельны в полдень, когда температура поднимается до 60°С, в то время как некоторые тли (Aphidodea) подвижны и размножаются уже при температуре в 7,2°С (Аукстон, 1927).

Температурный оптимум жизненности насекомых, обитающих в местностях с более жарким климатом, как правило, выше, чем у северных видов.

Необходимо сказать, все же, что температурный оптимум жизненности одних и тех же видов насекомых в одних и тех же стадиях развития не вполне постоянен, поскольку на жизненность насекомых оказывают большое влияние различные комбинации температуры с другими факторами среды.

При повышении температуры за пределы оптимума жизненность насекомых сначала снижается без полной потери активности и лишь затем наступает тепловое оковение, а после достижения известного температурного максимума их выносливости они погибают. Смерть наступает обычно вследствие свертывания белков при высоких температурах. Поскольку терморегуляция и состав белков у разных видов насекомых неодинаковы, степень их выносливости по отношению к высоким температурам в местах их нахождения также неодинакова. Насекомые большинства видов погибают при повышении температуры окружающей среды до 45—48°С, однако насекомые некоторых видов могут выдерживать и более высокие температуры. Например, была отмечена активная жизнь личинок некоторых жуков златок (Buprestidae) и пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) при температуре 52°С (Боденгеймер, 1929; Граам, 1922) и личинок некоторых мух из семейства Ephydridae при 65°С (Наумов, 1955). Выше уже говорилось, что некоторые прямокрылые наиболее активны в пустынных частях Палестины даже при температуре 60°С.

При понижении температуры ниже оптимума жизненность насекомых снижается сначала без полной потери их активности, затем наступает зона холодного оковения, и дальнейшее снижение температуры на некотором уровне ведет к смерти.

Насекомые, обитающие в более северных местах, более выносливы к низким температурам, чем насекомые южные, и насекомые, зимующие открыто, переносят более низкие температуры по сравнению с уходящими на зимовку в более защищенные от морозов места. Несомненно связь, таким образом, исторически сложившихся свойств холодостойкости насекомых с условиями среды (Лозина-Лозинский, 1952; Кожанчиков, 1937; Калабухов, 1946; Ушатинская, 1957; Хакимова, 1960 и др.).

Разные фазы развития насекомых обладают резко отличающейся холодостойкостью. Значительно большая холодостойкость свойственна тем фазам, которые уходят в зимовку. Так, например, взрослые бабочки непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) уже при температуре  $-4^{\circ}\text{C}$  погибают в течение 30 мин, взрослые *Melanoplus mexicanus* Sauss. погибают при  $-8^{\circ}\text{C}$  в течение двух суток. У совки *Agrotis ypsilon* Rott. значительная холодостойкость свойственна только куколкам и т. д. Но даже зимующие фазы развития насекомых обладают в местностях с умеренным и холодным климатом сильно отличающейся холодостойкостью в зависимости от физиологического состояния насекомого, от подготовленности его к зимней спячке. Насекомые, не прошедшие подготовительного периода к зимовке, не могут выдерживать такие низкие температуры, как во время естественной зимовки.

Подготовка к зимовке выражается, прежде всего, в уменьшении общего количества воды в тканях тела и полостных жидкостях, что приводит к концентрации растворов находящихся в них веществ и особенно к уменьшению содержания так называемой свободной, не связанной коллоидами влаги. Коллоидно связанная вода плотнее свободной и резко отличается от последней по своим свойствам превращаться в лед при значительно более низких температурах.

Так, зимующие гусеницы златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.) выдерживают температуру  $-14^{\circ}\text{C}$  в течение 158 дней, содержание воды в их теле равно 68,72% их веса; активные же гусеницы златогузки в весенний период выдерживают такую температуру только от 1,5 до 4 ч, причем содержание воды в их тканях составляет в этот период 79,81—84,03% их веса (Сахаров, 1928).

У саранчи *Chortophaga viridifascia* De Geer. процент воды к общему весу тела составляет 65, а в период активной жизни равен 78 (Бодин, 1921). Однако слишком большая потеря влаги ведет к гибели насекомых после периода зимовки, так как в этом случае они теряют способность полностью восстановить ее (Ушатинская, 1949; Лозина-Лозинский, 1935). В природе такая потеря устраняется различными приспособительными процессами, в частности повышением процента

коллоидно связанной воды к воде свободной, а также падением общего обмена веществ и особенно газообмена.

В отношении газообмена насекомых, находящихся в зимней спячке, следует сказать, что и дыхательный коэффициент при этом понижается<sup>1</sup>. Так, например, Драйер (1932) обнаружил, что у муравья *Formica ulkei* Emery в активном состоянии дыхательный коэффициент был равен 0,874; когда же муравьи перед зимней спячкой стали малоподвижными, дыхательный коэффициент снизился до 0,782, и в период спячки снижение достигло 0,509—0,504. У колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. в период зимовки дыхательный коэффициент снижается до 0,492—0,596, тогда как в летнее время он равен 0,819—0,822 (Ушатинская, 1957). Это объясняется тем, что в активном состоянии насекомые живут преимущественно за счет белковой и углеводной пищи, в спячке же расходуется главным образом жир, требующий для окисления меньшего количества кислорода.

Перестройка качества жидкостей тела насекомых к периоду зимовки, выражающаяся в большей концентрации растворов и в связывании воды коллоидами, сопровождается резким повышением осмотического давления соков их тела. У кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.), например, зимнее осмотическое давление определено в 71,7 атм, а вскоре после весеннего выхода из летней спячки — в 12,1 атм (Лозина-Лозинский, 1937).

На осмотическое давление оказывает большое влияние также накопление перед зимовкой энергетических резервных веществ — жиров, гликогена, жиробелковых включений в жировом теле. Накопление этих резервных веществ является характерной чертой подготовки насекомых к зимней спячке.

Гусеницы златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.), выдерживавшие в опытах Н. Л. Сахарова температуру  $-14^{\circ}\text{C}$  в течение 158 дней, имели 5,76% жировых веществ к весу их тела, активные же гусеницы, поги-

<sup>1</sup> Дыхательным коэффициентом называют отношение объема выделенного при дыхании углекислого газа к объему поглощаемого кислорода.

бавшие при такой температуре в течение максимально 4 ч, имели жировые накопления всего в количестве 3,84—4,91%. Зимующие гусеницы озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) в Ташкентской области имеют в среднем 22,67% жира по отношению к их сухому весу, а осенью — только 17,92%.

Согласно данным Р. С. Ушатинской (1952), холодовая закалка насекомых особенно связана с увеличением количества резервных углеводов, в частности гликогена.

Согласно Н. И. Калабухову (1934, 1946), пчелы с повышенным количеством меда в их зобике при температуре  $-4^{\circ}\text{C}$  погибают на зимовке на 57%, а не питавшиеся — на 90,5%. Всасывание глюкозы прекращается у пчелы только при температуре около  $0^{\circ}\text{C}$ .

Очень большое значение для холодостойкости насекомых имеют также темпы их охлаждения. Чем меньше скорость охлаждения, тем выше холодостойкость (Бахметьев, 1899; Калабухов, 1935; Лозина-Лозинский, 1937; Ушатинская, 1954; 1957 и др.) (рис. 31).

Отмечались и индивидуальные колебания в холодостойкости насекомых. В опытах Л. К. Лозина-Лозин-

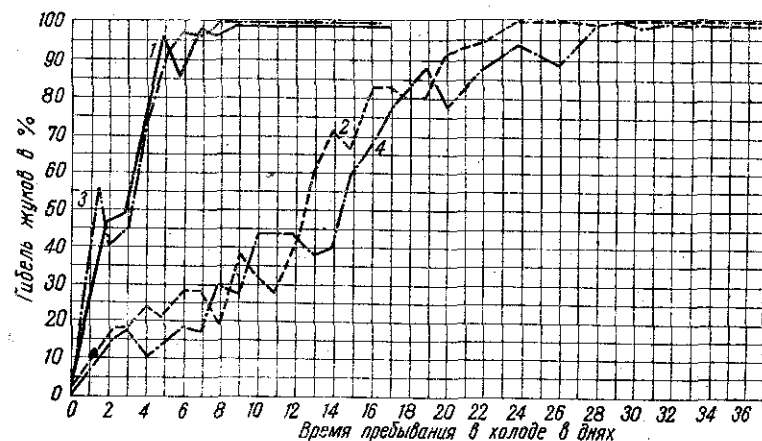


Рис. 31. Влияние быстроты охлаждения и согревания на холодостойкость жуков амбарного долгоносика (*Calandra granaria* L. (по Ушатинской)

ского (1937) постепенно охлаждавшиеся подготовленные к зимовке гусеницы кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.) выдерживали, как правило, температуру до  $-27,2^{\circ}\text{C}$ , но отдельные гусеницы погибали при температуре от  $-25$  до  $-27^{\circ}\text{C}$ , что объясняется их физиологическим состоянием.

После весеннего потепления у зимовавших насекомых имеется восстановительный период, в течение которого содержание воды и темпов обмена возвращается к средней для активных насекомых норме (Ушатинская, 1952 и др.).

Гибель насекомых под воздействием низких температур обуславливается образованием кристаллов льда в тканях их тела, причем даже если при этом не происходит нарушения целостности их клеточной структуры, это ведет все же к необратимым и, следовательно, фатальным физиологическим изменениям. Вода, как известно, превращается в лед уже при  $0^{\circ}\text{C}$ . Однако подавляющее большинство насекомых (за исключением тропических видов) способно выдерживать без вреда температуры значительно более низкие. Это объясняется тем, что соки тела насекомых представляют собой не чистую воду, а растворы различных веществ и что коллоидные частицы протоплазмы, находящиеся как в клетках тела, так и в межклеточных пространствах, могут связывать воду и препятствовать ее замерзанию.

Раствор любого вещества при одной грамм-молекуле на 1000 г воды снижает температуру замерзания жидкости до  $-1,85^{\circ}\text{C}$ . В растворах, содержащих несколько веществ, температура образования льда снижается примерно до уровня суммы понижений каждого из веществ (практически немного меньше), а после начала выпадения из раствора кристаллов льда концентрация растворов повышается, и дальнейшее замерзание растворов происходит при еще более низкой температуре.

Большое значение для выживания насекомых при их сильном охлаждении имеет явление переохлаждения, открытое П. И. Бахметьевым (1899, 1907). При переохлаждении соки тела сохраняются в жидком состоянии при температурах, типичных для замерзания жидкостей.

Дальнейшие исследования уточнили данные Бахметьева и позволили внести некоторые коррективы.

Бахметьев показал, что при достижении некоторого температурного предела — критической температуры, до которой соки тела насекомых могут переохладиться без образования кристаллов льда, происходит освобождение скрытой теплоты тела, и температура насекомого быстро, скачкообразно повышается почти до  $0^{\circ}\text{C}$ . После этого начинается уже замерзание соков тела, и когда температура снова

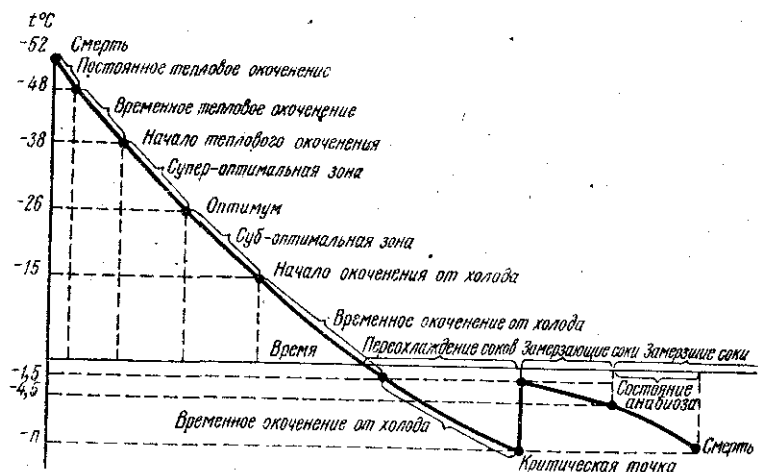


Рис. 32. Зоны жизни насекомых в зависимости от температуры и явление переохладения (по Бахметьеву)

снижается примерно до того уровня, при котором происходило освобождение скрытого тепла, наступает смерть насекомого (рис. 32).

Температурная зона, лежащая между критической температурной точкой и температурной точкой гибели насекомого, была названа зоной анабиоза. Состояние анабиоза характеризуется замедлением обмена веществ, однако не полным его прекращением, как полагали Бахметьев и некоторые другие авторы.

Рядом специальных работ (Лозина-Лозинский, 1935; Калабухов, 1934; Пайн, 1929; работы Ушатинской, приводившиеся выше) было выяснено, что степень

холодостойкости насекомых действительно связана со степенью возможного их переохладения. Степень же возможного переохладения зависит от физиологической их подготовленности к холодному периоду года (рис. 33). Но некоторые насекомые погибают и без переохладения. Таковы, во-первых, stenothermic теплолюбивые виды, не выдерживающие снижения температуры до  $0^{\circ}\text{C}$ . Таков, в частности, малый мучной хрущак (*Tribolium confusum* Duv.), не выдерживающий в течение нескольких недель даже температуру  $7^{\circ}\text{C}$  (Чепман, 1925).

Исследования холодостойкости насекомых, проведенные после Бахметьева, показали, что большинство насекомых погибает уже в самом начале выпадения кристаллов льда в соках тела насекомого — гораздо раньше вторичного понижения температуры тела до точки максимального переохладения. В качестве примера могут служить жуки гороховой зерновки (*Bruchus pisorum* L.) или проволочники (*Melanotus communis* Gyll.).

С другой стороны, среди насекомых были выявлены и случаи оживания после практически полного замораживания соков их тела, а следовательно, и почти полного прекращения обмена веществ. Правда, таких видов насекомых известно пока очень немного; к ним относятся, например, гусеницы древоточца пахучего (*Cossus cossus* L.), гусеницы шелкопряда *Macrothylacia rubi* L. Часть гусениц кукурузного мотылька ожила в опытах Л. К. Лозина-Лозинского (1937, 1962) после охлаждения их до температуры —  $80^{\circ}\text{C}$  и даже —  $190^{\circ}\text{C}$ .

При таком сильном охлаждении особенно поврежда-

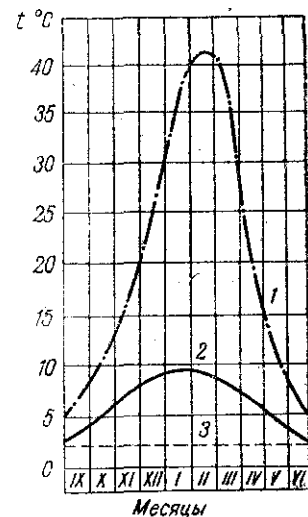


Рис. 33. Изменение точки возможного переохладения у насекомых по сезонам (по Пайн):

1 — личинки *Dendroides canadensis*. 2 — личинки *Popillia japonica* Newm., 3 — водные насекомые



лись клетки жирового тела, что не ведет к гибели насекомого. Наиболее устойчивыми оказались мышечные клетки, клетки перикардия и трахей.

Сохранение жизни при глубоком замораживании гусениц кукурузного мотылька удавалось получить лишь при очень постепенном охлаждении. Известные случаи глубокого переохлаждения насекомых очень напоминают, но принципиально отличны от явления превращения жидкостей при быстром замерзании в твердое стеклообразное вещество без образования кристаллов льда. Такое аморфное вещество обладает многими основными свойствами переохлажденной жидкости, так как при этом не происходит существенной молекулярной перестройки. Это было изучено на ряде жидкостей (растворах желатина, глицерина, сахарозы, декстрина и др., а также яичном белке и протоплазме живых одноклеточных организмов) (Лайет, 1937, 1939; Граевский, 1948 и др.). Процесс образования стеклообразного, некристаллического тела при охлаждении жидкостей получил название витрификации (Лайет, 1937). Граевским (1948) было высказано предположение, что в тех случаях, когда может быть достигнута витрификация протоплазмы живого организма, это должно спасти организм от гибели при замерзании. Но при глубоком охлаждении насекомых стеклообразного аморфного затвердения протоплазмы не наблюдалось.

Состояние переохлаждения насекомых неустойчиво, даже толчок или неравномерное охлаждение различных тканей тела могут вызвать быструю перегруппировку молекул и выпадение кристаллов льда, что ведет к гибели насекомого.

Быстрота нагревания отзывается на выживании насекомых в значительно меньшей степени, чем быстрота охлаждения (Ушатинская, 1957), а в опытах Лозина-Лозинского (1962) с глубоким переохлаждением гусениц кукурузного мотылька даже вообще не было выявлено связи между способностью к выживанию и быстротой оттаивания.

Температура, в качестве главного элемента климата, во многих случаях определяет географическое распространение насекомых. Особое значение имеют пределы выносливости отдельных видов по отношению к высоким и низким температурам, а также суммы необ-

ходимых для развития эффективных температур. Совершенно ясно, что если сумма эффективных температур для развития какого-либо вида насекомого больше, чем свойственно данной местности, то в этой местности настоящий вид развиваться не может. Средиземноморская плодовая муха (*Ceratitis capitata* Wied.), например, не может развиваться в тех местностях, где сумма средних суточных температур, лежащих выше  $13,5^{\circ}\text{C}$ , не достигает  $250^{\circ}\text{C}$  (Бекк и Пембортон, 1926). Для завершения онтогенеза листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) требуется сумма средних суточных температур, лежащих выше  $12,5^{\circ}\text{C}$ , не менее  $290,7^{\circ}\text{C}$  и для созревания его половых продуктов в имгинальной фазе — не менее 55—60 дней с температурой в пределах от  $12$  до  $25^{\circ}\text{C}$  (Яхонтов, 1934).

Если насекомые, не развивающиеся в данной местности, способны к значительным миграциям, они могут лишь временно проникать сюда из мест их постоянного обитания или могут быть занесены в эту местность пассивными путями (с водой, ветром, с транспортными средствами людей и т. д.). Но даже будучи сюда занесены, они обречены здесь в дальнейшем на вымирание.

Эвритермные насекомые имеют возможности более широкого распространения, чем stenотермные, если только этому не препятствуют какие-либо другие экологические потребности вида или непреодолимые для распространения барьеры (например, моря для островных видов или высокие горы на континентах). Эвритермная хлопковая тля (*Aphis gossypii* Glov.) широко распространена в местностях между  $60^{\circ}$  с. ш. и  $40^{\circ}$  ю. ш., люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus* Goeze.) распространен почти по всей Палеарктике, заходя на север до  $62^{\circ}$ ; капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.) встречается по всей Палеарктике и местами в тропиках; еще более широко распространена (почти космополит) комнатная муха (*Musca domestica* L.).

Stenотермные виды иногда имеют очень ограниченный ареал. Злаковый слоник (*Periegodes bardus* Bohem.) встречается только в предгорных районах Средней Азии и Закавказья, красноногая майка (*Meloe xanthomelas* Sols.) обнаружена лишь в Сурхандарьинской области Узбекистана.

Не исключено ограничивающее влияние и некоторых других факторов среды. В частности, потребности в определенных температурах обычно сочетаются с потребностью в определенных условиях влажности, определенного количества осадков; таковы, например, виды пустынной и полупустынной энтомофауны. Для красноной майки может иметь значение также распространение тех видов диких пчел, на которых паразитируют ее личинки.

В некоторых случаях ограничивающее влияние температуры очень заметно. Например, бабочка *Colias palaeno* L. распространена на юг до январской изотермы от  $-1$  до  $-2^{\circ}\text{C}$ . Кровяная тля (*Eriosoma lanigerum* Haum.) в Европе, где она зимует в фазе личинок и взрослых особей, ограничена в распространении на север местностями с изотермой января от  $-3$  до  $-4^{\circ}\text{C}$ . В Америке же, где кровяная тля зимует в более холодостойкой фазе — фазе яйца, распространение ее заходит на север до местностей с январской изотермой от  $-5$  до  $-7^{\circ}\text{C}$ .

Зимние холода для многих насекомых являются основным фактором, ограничивающим дальнейшее распространение на север, как это отчасти видно было уже и из материалов предыдущей главы.

Конечно, не меньшее влияние температура оказывает на пределы колебаний численности популяций в различных областях географического ареала отдельных видов насекомых и, следовательно, в значительной мере определяет ареалы вредности видов, имеющих хозяйственное или медицинское значение, а также ареалы полезности их паразитов и хищников. Насекомое того или иного вида не может быть массовым при температурах, далеких от оптимальных для его жизненности.

Колебания температурных условий в отдельные годы (в сочетании с колебаниями других факторов окружающей среды) неизбежно отражаются на численности популяций всех видов в любом биоценозе. Постоянное массовое размножение какого-либо вида насекомых возможно лишь в «очагах» его распространения, где температура и другие факторы среды ежегодно близки к оптимальным. Для азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) в ее южных гнездилищах или для листового люцернового сло-ника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) в республиках Совет-

ской Средней Азии, Афганистане, Иране температура почти ежегодно близка к оптимальной для жизненности. В таких местностях в соответствующих биотопах массовые их размножения обычны, и колебания их численности вызываются лишь другими факторами внешней среды, имеющими для большинства насекомых в холодном и умеренном климате меньшее значение по сравнению с температурой.

Изложенные в настоящей главе материалы доказывают, что температура влияет не только на жизнь и распространение отдельных видов насекомых, но и на состав и характер их сообществ, на биоценозы, поскольку она исключает возможность существования отдельных видов в тех или иных местах, угнетает массовое размножение одних видов и благоприятствует размножению других. Свои характерные биоценозы наблюдаются в местностях жаркого и холодного климата. Эвритермные виды являются, очевидно, компонентами большего числа биоценозов, чем stenотермные.

Ко всему сказанному следует добавить, что температура оказывает на жизнь насекомых не только прямое, но и большое косвенное влияние, так как от температуры в значительной мере зависят очень многие другие факторы окружающей среды, влияющие на их жизнь. Например, влажность воздуха или почвы, подвижность и численность их паразитов и хищников, быстрота развития возбудителей их заболеваний, численность и подвижность животных, за счет которых питаются плотоядные насекомые, видовой состав, обилие и качество растительности и т. д. Подробнее обо всех этих факторах см. в следующих главах.

## Глава 7

### ВЛИЯНИЕ НА НАСЕКОМЫХ ВЛАЖНОСТИ И ОСАДКОВ

Водный обмен со средой и содержание влаги в организме насекомых. Влияние влажности и осадков на перемещения, жизнедеятельность, численность популяций, на географическое и стациональное распределение видов. Зависимость влияния влажности от сопутствующей температуры. Группировки насекомых в зависимости от потребностей во влаге и способности к регуляции водного обмена. Совместное действие влажности (осадков) и температуры на насекомых.

В теле насекомых, как и всех почти живых организмов, содержится большое количество воды, которая необходима в качестве растворителя для пищеварения, циркуляции питательных веществ и выноса экскретов, для регуляции осмотического давления. Как видно было из главы 6, вода необходима также для регуляции теплообмена. Процентное содержание воды в теле насекомых колеблется от 46—48% (у имаго амбарного долгоносика — *Calandra granaria* L.) до 90—92% (у гусениц *Telea polyphemus* Cram. (Робинзон, 1928), к общему весу тела.

При обмене веществ вода удаляется из организма насекомых при дыхании; путем испарения с поверхности тела; при экскреторной деятельности мальпигиевых сосудов (а у ногохвосток — *Collembola* и щетинохвосток — *Thysanura* — при деятельности нижнегубных экскреторных желез, у тлей — *Aphidodea* и двуххвосток — *Diplura* — при экскреторной деятельности стенок заднего отдела кишечника); в период линек — в результате работы линочных (версоновых) кожных желез; при работе многих, весьма разнообразных у насекомых, секреторных органов, например пары трубчатых желез, об-

разующих ядоносный аппарат у жалящих перепончатокрылых; гиподермальных желез, вырабатывающих защитные жгучие или ядовитые выделения у гусениц некоторых бабочек и у других насекомых; шелкоотделительных желез; клеящих придаточных желез половой системы самок, секрет которых используется для приклеивания откладываемых яиц к субстрату или друг к другу и т. д.

В условиях более высокой влажности среды у одних и тех же видов насекомых торможение испарения осуществляется слабее, чем при низкой влажности, как это экспериментально показал в последнее время для трех видов насекомых Такахаси (1959).

Пополнение запасов расходуемой при метаболизме воды, а также получение воды для роста насекомых в фазе личинки происходит путем принятия ее в составе пищевых масс; некоторые насекомые также пьют воду, например, пьет росу клоп — вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), на чем основано использование в борьбе с ним кишечных ядов, хотя он имеет ротовые органы сосущего типа; пьют воду многие взрослые чешуекрылые насекомые. Ранее уже упоминалось, что пьет воду, например, *Aporia crataegi* L.; мы наблюдали потребление воды жучками *Stethorus punctillum* Weise (сем. Coccinellidae) в весенний период; общеизвестно, что пьют воду домашние пчелы (*Apis mellifera* L.) и многие осы (Vespidae) и т. д.

В условиях недостатка влаги, поступающей в организм насекомых извне, для обеспечения водного обмена со средой у некоторых насекомых немаловажное значение имеет использование метаболической воды, происходящей в результате окисления жиров и некоторых других веществ (Бабкок, 1912; Бакстон, 1930 и др.). В теле мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.), например, содержание воды при голодании в сухом воздухе постоянно поддерживается на уровне 75,0—77,6%, причем количество жира в это время резко сокращается, а питание влажным кормом увеличивает процент воды по отношению ко всему весу тела до 80% (Шульц, 1930). Использование метаболической воды в условиях дефицита влаги доказано для гусениц платяной моли — *Tineola biselliella* Humm., для куколок мельничной огневки — *Ephestia kühniella* Zell. (Кожан-

чиков, 1934), амбарного — *Calandra granaria* L. и рисового — *C. oryzae* L. долгоносиков и некоторых других насекомых. Установлено также, что при недостатке влаги в пище насекомые снижают степень испарения воды, регулируя, таким образом, интенсивность водного обмена.

При дефиците влаги в организме насекомые выбирают для питания наиболее сочные корма, если такой выбор возможен. По наблюдениям И. В. Кожанчикова (1935), луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.) легче переносит сухость воздуха, если питается растениями с большим содержанием воды.

Вода, получаемая с пищей, удерживается в организме насекомых тем в большем количестве, чем меньше ее содержится в соках тела насекомого. У амбарного долгоносика (*Calandra granaria* L.) например, который питается зерном с содержанием влаги всего 9—11% и имеет в теле 46% воды, 50% влаги тела находится в связанном коллоидами состоянии; у рисового долгоносика (*C. oryzae* L.), содержащего в теле 48% воды, она удерживается в связанном коллоидами виде на 35%; в организме жука *Cyllene robiniae* Forst (сем. Cerambycidae) вода составляет 56—60% от веса тела, причем 20% ее связано коллоидами. У насекомых же, где процент воды равен 80—92% веса их тела и которые притом питаются влажной пищей, связано коллоидами только 3—9% воды (Робинзон, 1928).

Исследования Робинсона (1928), Олли и соавторов (1950) показали, что при меньшем содержании воды в естественной пище насекомых меньше содержится ее и в их теле (по отношению к их весу) (рис. 34). Но чем меньше воды в пище, тем в большей степени она находится в связанном коллоидами виде.

Величина, форма и некоторые анатомические особенности насекомых в некоторой степени приспособлены к условиям влажности среды.

Значение величины и формы тела определяется отношением объема тела к её поверхности. Как говорилось в предыдущей главе, это может иметь прямое отношение к величине теплоотдачи, но в такой же мере это должно относиться, следовательно, и к степени испарения через поверхность тела. Относительная величина испарения при прочих равных условиях должна

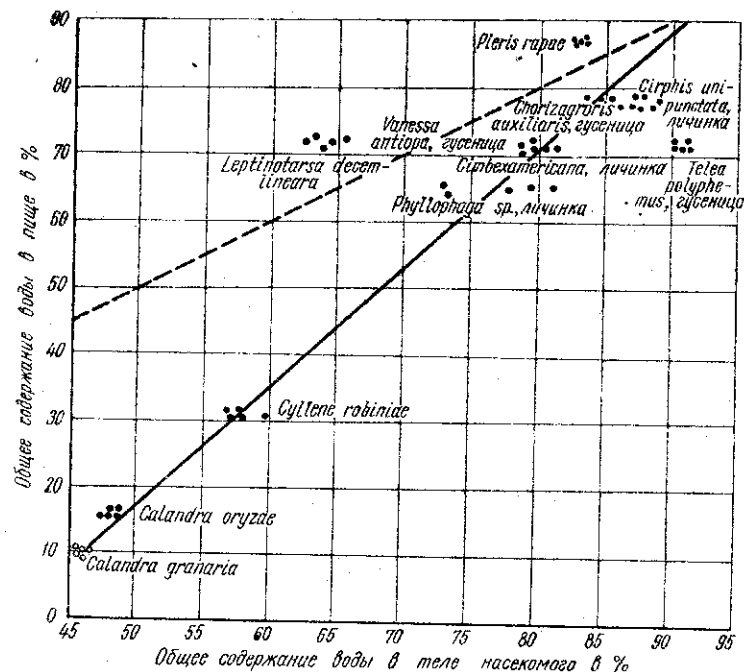


Рис. 34. Соотношение между содержанием воды в пище и в организме насекомых. Штриховая линия — количество воды, которое должно было бы содержаться в теле насекомых, если бы вся вода пищи не связывалась коллоидами (по Робинзону).

быть больше у видов мелких с более плоской поверхностью.

По-видимому, некоторые случаи сезонного диморфизма у насекомых в значительной мере связаны с водным обменом. Так, например, акациевая ложнощитовка (*Eulecanium corni* Buché), питающаяся в первом поколении на прошлогодних побегах белой акации и разных других деревьев и кустарников, а также виноградной лозы, имеет в этом поколении значительно более выпуклую форму тела и величину 4—7 мм, во втором же поколении она питается на молодых побегах и плодах, несравненно более сочных, чем прошлогодние побеги, и имеет более плоскую форму тела и величину 2—5 мм.

Очевидно, насекомых может в большой мере защи-

щать от иссушения толщина и состав эпикуткулы кожных покровов — очень тонкого (обычно не толще 1 мк) бесструктурного наружного слоя, состоящего из кутикулина (кутикулин представляет собой разную у разных видов насекомых смесь высокомолекулярных жиров и воскоподобных соединений). У некоторых насекомых, особенно у некоторых тлей, как, например, у капустной (*Brevicoryne brassicae* L.), урюковой (*Hyalopteris arundinis* F.) или кровавой яблоневой (*Eriosoma lanigerum* Hausm.), и очень многих кокцид, например у всех видов обширного подсемейства мучнистых червецов (*Pseudococcinae*), специальные гиподермальные железы выделяют на поверхность у одних видов очень обильные, у других более тонкие восковые выделения. Испаряющая способность таких насекомых, очевидно, резко понижена. Такое же влияние должны оказывать и соответствующие лаковые или лакоподобные выделения гиподермальных желез, имеющихся у некоторых кокцид (*Coccodea*).

Снижение нормального содержания воды в теле насекомых переносится разными видами не в одинаковой степени; например, колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) выживает при подсушивании его до 50% от прежнего веса, жук *Cotalpa lanigera* L. — до 25%, а жук *Lachnosterna* sp. погибает при подсушивании его на 15% к его весу (Брейтенбрехер, 1918).

Поведение и подвижность насекомых в большой мере определяются условиями влажности среды и осадками.

Известно, например, что цикадки-пенницы (из сем. Cercopidae и Membracidae), образующие слизноподобную пенистую массу, во влажных климатах развиваются открыто на стеблях растений, в сухих же местностях — во влагалищах листьев.

Личинки многих почвенных насекомых, например жуков шелкунов (Elateridae) и хрущей (Melolonthinae), при сухой почве уходят глубже, при влажной — поднимаются в поверхностные горизонты, медведка (*Gryllotalpa unispina* Sauss.) заселяет в Средней Азии более влажные участки почв. Определенный гигротаксис заставляет перемещаться в места с более благоприятной влажностью также насекомых, живущих на и над поверх-

ностью почвы. В сухом климате Средней Азии виноградная листовертка (*Clysia ambiguella* Hb.), например, заселяет только виноградники с большей влажностью. Короед *Dendroctonus micans* Kug. распространен только во влажных еловых лесах и сфагновых сосняках, где он заселяет нижние участки стволов деревьев. Осушение болот ведет к исчезновению этого короеда, а некоторые другие влаголюбивые виды короедов переходят при этом к развитию на подземных частях деревьев (Воронцов, 1940, 1951, 1960).

Влажность воздуха в норах всегда больше, чем на поверхности почвы, очевидно, в связи с этим находятся данные Шелфорда (1911) о том, что личинки жуков скакунов (Cicindelidae) в сухих местностях роют норки глубже, чем в местах с большей влажностью. В пустынных и полупустынных местностях в норах грызунов отмечается довольно богатая фауна насекомых. Рыжий лесной муравей (*Formica rufa* L.) приспосабливается к количеству осадков, устраивая муравейники различной высоты (Фридерикс, 1932). Термиты многих видов, в том числе термит туркестанский (*Acanthotermes turcestanicus* Jacobs.), обеспечивают в своих закрытых гнездах более или менее постоянную влажность. Общеизвестно, что во время дождей многие насекомые укрываются в более или менее защищенные места (с нижней стороны листьев растений и т. д.). Жуки скакуны откладывают яйца выше того уровня, которого достигает весенний разлив водоемов.

Отчасти условиями влажности (а не только света и температуры) объясняется и большая активность ночных и сумеречных насекомых в соответствующее время суток. Например, кровососущие комары Culicidae во влажных затененных лесах активны и днем, а голодные самки весной и осенью, когда влажность воздуха выше, чем летом, питаются в любое время суток (Беклемишев, 1944).

Летняя спячка и ритмическая сезонная диапауза насекомых, в которую впадают все особи популяций того или иного вида в данной местности, также во многих случаях должны быть объяснены приспособлением насекомых к условиям неблагоприятной (малой) влажности. Диапауза яиц многих саранчовых (Acridodea) или непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.),

личинки хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.), гусениц сафлорной огневки (*Myelois cinctipalpella* Christoph.), куколок тутовой пяденицы (*Apocheima cinerarius* Ersch.) и абрикосовой пяденицы (*Pterocera armeniaca* Djak.), или прекращение развития яиц и сперматозоидов у взрослых клопов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) при наступлении летнего засушливого сезона (сопровождаемого повышением температуры) могли бы найти объяснение в недостатке влажности воздуха.

Подсолнечная огневка (*Homoeosoma nebulella* Hb.) в фазе закононировавшихся гусениц впадает в Средней Азии в диапаузу до весны следующего года, но в условиях большей влажности (и не слишком высокой температуры) она развивается в горных районах без диапаузы и дает еще одно поколение в том же году. Иногда и неритмическая диапауза может зависеть от недостатка влаги. Например, личинки некоторых жуков усачей (сем. Cerambycidae) живущие в стволах деревьев, при большой сухости древесины могут впадать в диапаузу на несколько лет.

Летняя спячка и ритмическая сезонная диапауза по существу, по-видимому, представляют собой одно и то же явление (если не считать случаев, когда развитие прекращается без потери подвижности насекомого); в том и в другом случае резко сокращается обмен веществ и резко падает относительное содержание воды в организме. Залегание насекомых в летнюю спячку стимулируется как резким падением влажности воздуха или почвы, так и засыханием питающих растений.

При наступлении ксеротермического сезона в южных пустынях многие насекомые, как и многие другие животные, находятся в спячке и пробуждаются только после повышения влажности в связи с осенними дождями; таковы, в частности, многие пустынные жуки чернотелки (Tenebrionidae).

Залегание в летнюю спячку клопов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) происходит при выгорании в степях и при созревании и засыхании на полях злаковых растений, которыми они питаются. Горный клоп (*Dolycoris penicillatus* Horv.), обитающий в неосвоенных степях Средней Азии, после высыхания растений, которыми он питается, в конце июня, уле-

тает в горы и впадает в летнюю спячку, но в оазисах, где вегетация продолжается до конца теплого сезона, летняя спячка у этого клопа отсутствует.

Все ранее указанные способы приспособительного поведения и приспособительных физиологических процессов еще не характеризуют полностью большое прямое и косвенное влияние осадков и влажности на жизнь насекомых.

Осадки и влажность влияют на темпы смертности, плодовитость, сроки онтогенеза насекомых, на их подвижность, распределение по биотопам, образование сообществ, географическое распространение.

При ливневых дождях гибнет часто очень большое количество насекомых. Наблюдалась, например, массовая гибель виноградной листовертки (*Clydia ambiguella* Hb.) при больших дождях в период нахождения ее в имагинальной фазе (Штеллар, 1925); по подсчетам И. А. Журавлевой, после сильного дождя в 1955 г. и в 1956 г. в несколько раз сократилась численность хлопковой тли (*Aphis gossypii* Glow.) на хлопковых полях в Янгийском районе Ташкентской области. Зимние дожди (при низких температурах) губят в окрестностях Ташкента фиолетовую щитовку (*Parlatoria oleae* Colv.) на 80% и в очень большом количестве кровяную яблоневую тлю (*Eriosoma lanigerum* Hausm.).

Зимние осадки в виде дождя, как правило, в холодном и умеренном климате увеличивают смертность многих насекомых. Наоборот, осадки в виде снега повышают выживаемость многих насекомых. Это наблюдалось, например, в центральных и северных областях СССР по отношению к озимому червю (*Agrotis segetum* Schiff.). Снег создает более благоприятный повышенный температурный режим на поверхности почвы и в верхних почвенных слоях. Выживаемость насекомых, зимующих под снежным покровом, в значительной мере зависит от мощности снегового покрова и сроков выпадения и таяния снега (Ушатинская, 1957).

На рис. 35 показано влияние влажности на выживаемость яиц шести видов бабочек.

Влажность воздуха и осадки оказывают большое влияние на развитие грибных и бактериальных заболеваний насекомых и, следовательно, косвенным образом на численность последних. Так, например, в годы,

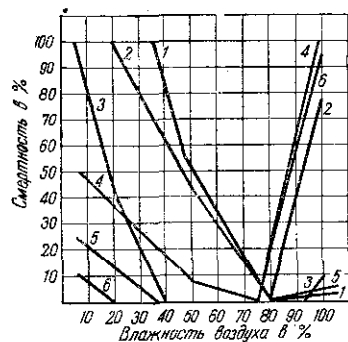


Рис. 35. Смертность яиц во время развития в разных условиях влажности при температуре 20° (по Кожанчикову):

1 — *Daseochaeta alpium* Osb., 2 — *Orgyia gonostigma* F., 3 — *O. antica* L., 4 — *Leucoma salicis* L., 5 — *O. ericae* Germ., 6 — *Porthetria dispar* L.

Заболевания и гибель насекомых могут происходить и при несоответствующем количестве влаги в питающих растениях. Многие тли, например, листовая яблоневая (*Aphis pomi* De Geer.) или акациевая *Aphis laburni* Kltnb., при питании на листьях с малым содержанием влаги погибают (Яхонтов, 1956). Тля виноградная филлоксера *Phylloxera vastatrix* Planch. погибает при содержании воды в корнях виноградной лозы менее 60% (Ларченко, 1949). Влажность растений, как известно, в значительной мере зависит от осадков и влажности воздуха и почвы.

Косвенное влияние осадки и влажность оказывают также, благоприятствуя развитию или угнетая развитие паразитов и хищников насекомых. Дожди, например, препятствуют деятельности насекомоядных птиц; высокая влажность среды благоприятна для размножения паразитирующих на насекомых клещей и т. д.

Для многих насекомых известно влияние влажности среды на плодовитость. Так, например, клоп *Piesma quadratum* Fieb. при одинаковой температуре 18—20° С в условиях большой влажности откладывает

когда весной бывает мало осадков, энтоморфторовый гриб *Tarichium phytophomi* Jasz. губит незначительное количество личинок листового люцернового слоника (*Phytonotus variabilis* Hbst.), в годы же с обильными весенними дождями от этого гриба погибает свыше 50%, а иногда и до 90% вредителя (Яхонтов, 1934, 1953). От гриба *Empusa aulicae* Reich. во влажные годы иногда почти полностью вымирают на больших территориях гусеницы бабочки златогузки (*Nygmia phaeorhoea* L.) и т. д.

почти на 12% яиц меньше, чем при малой влажности (Шуберт, 1928). Плодовитость мельничной огневки *Ephestia kühniella* Zell. при 25° С максимальна в условиях относительной влажности 60—100%; при снижении влажности до 60% число откладываемых огневкой яиц резко падает.

У *Psophus stridulus* L. и некоторых других видов сибирских саранчовых влажность среды обитания повышает плодовитость (Рубцов, 1934, 1935). Фасолевая зерновка при относительной влажности ниже 26% вообще не размножается (Хидли, 1917).

Для каждой фазы каждого вида насекомых имеется более или менее определенный оптимум влажности среды обитания, что, очевидно, в значительной мере зависит от процентного содержания воды в их теле, при котором обеспечиваются наилучшие условия метаболизма.

Если содержание воды в теле насекомого при тех или иных условиях выше оптимума, сухой воздух, повышая испарение, благоприятствует жизни насекомого, влажный же, наоборот, угнетает (Хидли, 1927 и др.).

Отклонение влажности от оптимума в ту или другую сторону влечет за собой снижение жизнеспособности насекомых. При значительных отклонениях, выходящих за пределы их регуляционной способности, наблюдается сначала повышенная раздражимость и возбудимость насекомых, если они не способны при этом впасть в спячку или диапаузу. Дальнейшее отклонение влажности от оптимума влечет за собой оцепенение, а затем и гибель насекомых.

Действие влажности на насекомых тесно связано с другими факторами, особенно с температурой. Так, при отклонении температуры от оптимальной для данного вида и данной фазы насекомого, влажность обычно влияет отрицательно. При высокой температуре высокая влажность препятствует теплорегуляции, а при низких — может снижать их холодостойкость (Грилл, 1901). Черный таракан (*Blatta orientalis* L.), например, в насыщенном влагой воздухе при температуре 38° С погибает, в сухом же воздухе выдерживает и температуру 48° С. Во влажные зимы от низких температур гибнет (в условиях Закавказья и Средней Азии) боль-

ше хлопковой тли (*Aphis gossypii* Glov.) на хлопковых полях и кокцид (*Coccidea*) в плодовых садах, чем в сухие (здесь возможно, кроме влажности, и прямое влияние осадков).

Как уже было сказано выше, интенсивность испарения зависит от величины и формы тела насекомых. Многие мелкие насекомые с плоским телом, например, блоха *Xenopsylla cheopsis* Roths. или взрослые клопы *Oxycarenus hyalinipennis* Costa., при высоких температурах почти не реагируют на изменения влажности, крупные же насекомые реагируют более резко (Бакстон, 1932; Мелляни, 1935).

О влиянии влажности воздуха на насекомых можно судить по разным показателям, чаще в энтомологических работах учитывается относительная влажность воздуха, что особенно удобно в связи с возможностью во многих случаях использовать сведения метеорологических станций или для микроклиматических исследований использовать данные переносных психрометров без больших пересчетов. К тому же относительная влажность, если ее рассматривать в связи с температурой, характеризует и испаряющую силу воздуха (если только при этом нет значительного ветра, который резко повышает испаряющую силу).

В последние три десятилетия в качестве критерия влажности стали использовать в энтомологии также дефицит насыщения воздуха парами воды. Дефицит насыщения более показателен, поскольку влияние влажности на насекомых связано, в основном, с количеством испаряемой ими воды, а это находится в зависимости от дефицита насыщения. Некоторые авторы (Бакстон, 1932; Мелляни, 1935), не учитывая регуляторную способность насекомых по отношению к водному обмену, даже полагали, что испарение воды насекомыми находится полностью в прямой пропорциональной зависимости от дефицита насыщения. С диалектической точки зрения это несомненно ошибочно.

Использование дефицита насыщения позволяет легче разграничить влияние на насекомых влажности и температуры.

Испаряющая сила воздуха с повышением температуры увеличивается, поэтому при разных температурах

дефицит насыщения не одинаков при одной и той же влажности<sup>1</sup>.

Влажность почвы обычно выражается степенью насыщения водой при учете ее влагоемкости. Влияние почвенной влажности на насекомых отчасти уже было затронуто ранее. Подробнее о нем будет сказано в главе 12.

Стеногигробионтные виды должны, очевидно, обладать меньшей способностью к регуляции водного обмена или специфическим характером этого обмена и находиться в большой зависимости от влажности среды, по сравнению с эвригигробионтными.

Стеногигробионтные виды могут встречаться в биотопах, характеризующихся более определенным режимом влажности, и имеют более узкие ареалы. Эвригигробионтные виды могут заселять более разнохарактерные участки и имеют более широкое распространение. Все убиквисты принадлежат к эвригигробионтным видам. Гомоценные насекомые, в большинстве случаев, являются, наоборот, видами стеногигробионтными. Влажность оказывает, таким образом, большое влияние на состав энтомоценозов.

Среди насекомых различают ксерофильные (сухотлюбивые), гигрофильные (влаготлюбивые) и

<sup>1</sup> Относительная влажность воздуха выражает в процентах отношение между абсолютной влажностью, т. е. весом водяных паров в граммах в одном кубическом метре воздуха (или упругостью водяных паров в миллиметрах ртутного столба) и максимальной влажностью, т. е. весом водяных паров в граммах, способных создать полное насыщение одного кубического метра воздуха (или их упругостью):

$$r = \frac{p}{ps} \cdot 100,$$

где  $r$  — относительная влажность,  $p$  — абсолютная влажность при температуре сопутствующей измерению,  $ps$  — максимальная влажность воздуха при этой температуре.

Дефицит насыщения воздуха парами воды представляет собой разность между максимальной и абсолютной влажностью при данной температуре:

$$d = ps - p,$$

где  $d$  — дефицит насыщения;  $ps$  и  $p$  — имеют то же значение, что и в предыдущей формуле.



мезофильные (предпочитающие умеренную влажность) виды. Не редки и эвригибрионтные виды, например, непарный шелкопряд (*Porthetria dispar* L.).

Водный обмен со средой у гигрофильных видов более интенсивен, чем у мезофильных и тем более ксерофильных видов. К гигрофильным видам относятся, например, жужелица *Carabus clathratus* L., комары (Culicidae, Tendipedidae), стрекозы (Odonata), к мезофильным — многие обитатели степных пространств, к ксерофильным — большинство насекомых, обитающих в пустынях и полупустынях, например, термит *Acanthotermes turkestanicus* Jakobs., златка *Iulodis variolaris* Pall. или многие жуки чернотелки (Tenebrionidae).

Так как степень потребности во влаге (воздуха или почвы) у представителей различных групп далеко не одинакова, разделение насекомых на эти группы носит более или менее относительный характер. Это особенно наглядно выступает в тех случаях, когда в разные периоды развития одного и того же вида он обладает резко отличающейся потребностью во влажности среды. Так, например, для нормального созревания яиц пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) сначала необходима сухость воздуха, которая в дальнейшем должна смениться высокой влажностью (Рубо, 1933). Быстрота развития куколок зерновой моли (*Sitotroga cerealella* Oliv.), по Хидли (1927), обратно пропорциональна содержанию влаги в воздухе, на скорость же развития ее яиц, наоборот, благоприятно действует высокая влажность.

Приведем несколько примеров, характеризующих потребности насекомых во влажности воздуха. Для эвригибрионтного, благодаря высокой регуляторной способности, вида — мельничной огневки (*Ephestia kuehniella* Zell.), в фазе куколки установлен при температуре 20°С оптимум дефицита насыщения воздуха парами воды в пределах 7,2—8,4. При этих условиях гибель куколок наименьшая, и длительность развития равна 14,0—16,2 суток. При большем и меньшем дефиците насыщения продолжительность развития остается на том же уровне, смертность же возрастает. При оптимальном дефиците насыщения продолжительность развития куколок огневки заметно сокращается в связи с повышением температуры. При температуре в 25°С

наименьшая смертность куколок мельничной огневки наблюдалась при 50% относительной влажности (Кожанчиков, 1934). Для крысиной блохи (*Xenopsylla cheopsis* Rothschild.) во взрослой фазе при температуре 32°С оптимальна для длительности жизни относительная влажность воздуха 89%, при этой влажности блохи живут в 5,5 раза дольше, чем при влажности в 27% (Июфф, 1941).

Оптимальной относительной влажностью для развития фасоловой зерновки (*Acanthoscelides obtectus* Say.) является 80—89% (Хидли, 1921). При 100% относительной влажности куколка зерновки развивалась в опытах Хидли 22 дня и при относительной влажности 44,6% — 14 дней. Мексиканский хлопковый коробочный долгоносик (*Anthonomus grandis* Boh.) при оптимальной температуре 28,5°С быстрее развивается в условиях относительной влажности 65% (Пирс, 1916). Куколки озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) не выносят влажности ниже 35%. Личинки амбарного долгоносика (*Calandra granaria* L.) при влажности зерна ниже 12% развиваться не могут (Шорохов П. И. и Шорохов С. И., 1938).

В качестве примеров очень гигрофильных насекомых можно привести ногохвосток *Isotoma viridis* Bourl. и *Tomocerus vulgaris* Tullb., которые даже 50-процентную влажность переносят не более часа. Наоборот, большой выносливостью к сухости воздуха отличаются куколки бражника *Protoparce quinquemaculatus* Haw., которые хорошо развиваются даже при 0% относительной влажности (Элвин, 1917; Хелфи, 1928).

В настоящей главе подчеркивалось, что влажность и осадки влияют на насекомых очень различно в зависимости от сопутствующей температуры. В связи с этим в энтомологии часто применяются методы определения их совместного действия и совокупного их количественного выражения.

Для определения оптимального для жизни того или иного вида насекомых и его отдельных фаз сочетания температуры и влажности, а также сочетаний, вызывающих различные степени угнетения их жизненных процессов или обуславливающих их гибель, используют метод гигротермограмм. При этом методе в системе двух прямоугольных координат на

ординате наносят шкалу температур и на абсциссе шкалу влажности (или осадков).

Гигротермограммы, характеризующие жизнеспособность яиц саранчи схистоцерки, щавелевой стрелчатки и куколок яблочной плодожорки, изображены на рис. 36, 37 и 38.

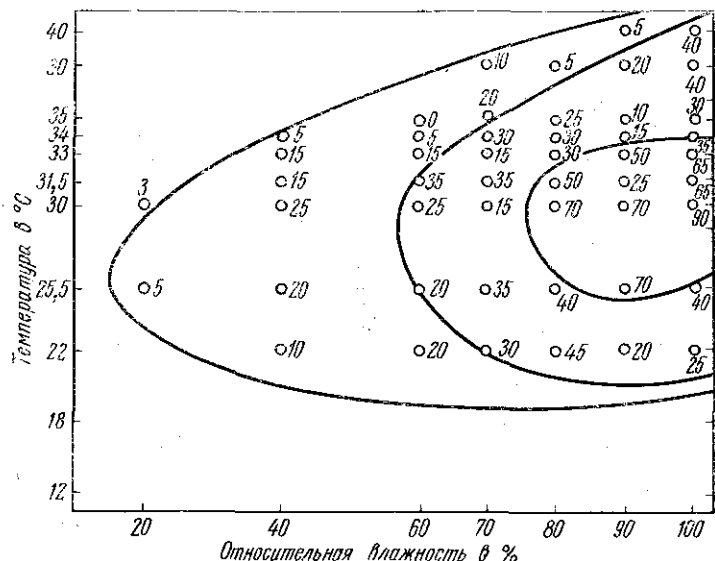


Рис. 36. Гигротермограмма жизнеспособности яиц схистоцерки (*Schistocerca gregaria* Forsk.) (цифры около малых кружков означают процент гибели яиц) (по Боденгеймеру)

Эти гигротермограммы характеризуют совместное действие температуры и влажности на жизненность насекомых в виде концентрических эллипсов или напоминающих эллипсы фигур; однако эллиптичность кривых на гигротермограммах не обязательна, так как влияние сочетаний температуры и влажности на различные элементы жизненности насекомых может быть разнородным и более сложным.

Для изучения совместного влияния температуры и осадков на численность и географическое распространение насекомых Боллом в 1910 г. было предложено графическое изображение этих главнейших элементов климата той или иной местности в виде климо-

грамм (или «климатографов», как их раньше называли, но окончание «граф» подходило бы скорее для названия прибора, а не графика); в дальнейшем этот метод детально был разработан Куком (1926, 1927) и теперь широко применяется при энтомологических исследованиях (причем этот же метод применим и при изучении влияния микроклиматических условий).

Для составления климограммы по оси ординат откладывают среднемесячные показатели температуры и по оси абсцисс суммы месячных осадков.

Точки пересечения показателей температуры и осадков для каждого из месяцев года (отмечаемых на графике обычно римскими цифрами в хронологическом порядке месяцев года: I — январь, II — февраль, III — март и т. д.) последовательно соединяют линией, в результате чего получается ломаная замкнутая линия. Если такие климограммы начертить, используя многолетние средние месячные данные осадков и температуры для местностей, где какое-либо насекомое встречается в массе (и, следовательно, метеорологические условия ему здесь благоприятствуют), и для мест, где численность этого насекомого подавлена, то при сравнении климограмм выявляются как благоприятные и неблагоприятные сочетания температуры и осадков, так и сезон, в течение которого температура и осадки приводят численность насекомого к депрессии.

На рис. 39 приведена климограмма г. Бухары, в окрестностях которого листовой люцерновый слоник (*Phytonomus variabilis* Hbst.) ежегодно встречается в массовом количестве, и на рис. 40 — климограмма г. Марселя, где это насекомое хотя и встречается, но не

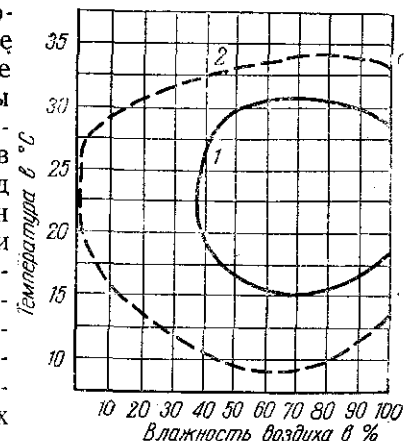


Рис. 37. Гигротермограмма жизнеспособности яиц щавелевой стрелчатки (*Aconicta rumicis* L.) (по Кожанчикову):

1 — полная выживаемость,  
2 — полная смертность

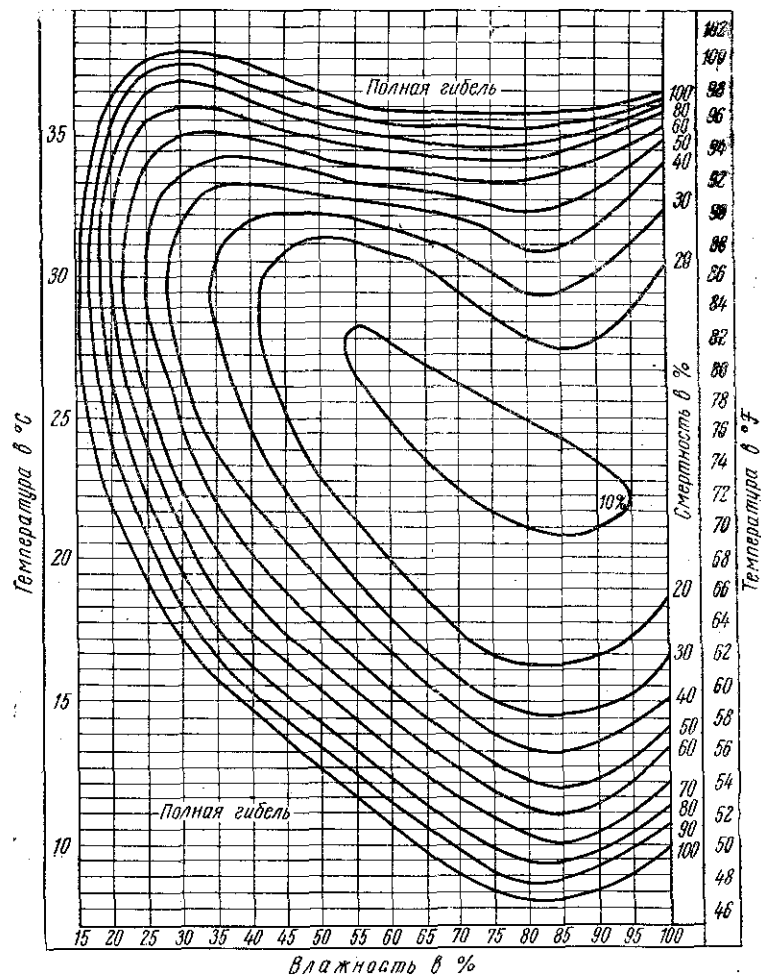


Рис. 38. Жизнеспособность куколок яблочной плодовой (Carpocapsa pomonella L.) в зависимости от температуры и влажности (по Шелфорду)

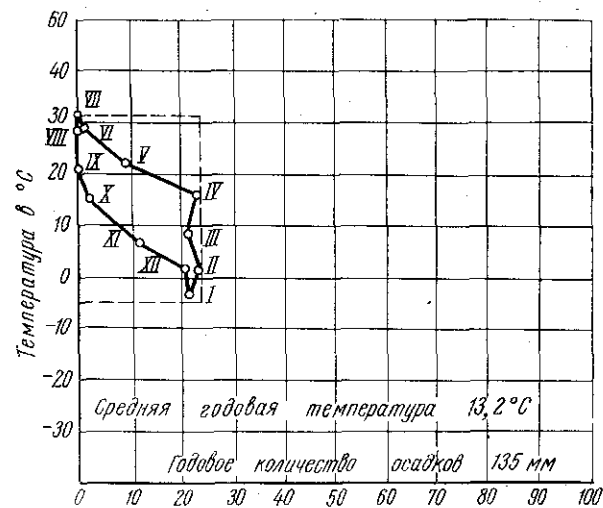


Рис. 39. Климограмма г. Бухары (ориг.)

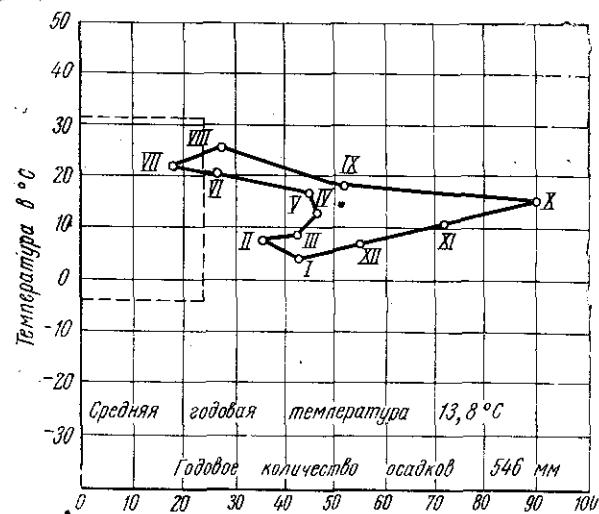


Рис. 40. Климограмма г. Марселя (ориг.)

является массовым. Из сравнения климограмм становится ясным, что большое количество осадков юга Франции угнетает слоника. Этот метод дал Куку возможность обосновать разделение ареалов вредных

видов насекомых на различные зоны вредности (зона постоянного вреда, зона кратковременных всплесков массового размножения, зона случайных всплесков массового размножения).

Равным образом климограммы могут быть построены для отдельных лет одной и той же местности, при этом используются средние месячные температуры и суммы месячных осадков в данном году. При сравнении климограмм тех лет, когда насекомое имело массовое размножение и когда оно встречалось в незначительных количествах, дает возможность выявить благоприятные и неблагоприятные для развития данного насекомого сочетания температуры и влажности и сезоны, в которые те или иные сочетания неблагоприятны. На рис. 41 показаны данные для температуры и осадков в окрестностях г. Янги-Юля Ташкентской об-

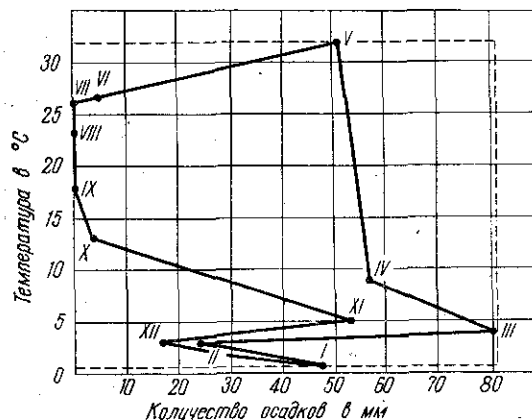


Рис. 41. Климодиаграмма Янги-Юля для 1942 г. (по Яхонтову и Стовичек)

ласти в 1942 г., когда было заметно больше одуванчикового трипса (*Thrips taraxaci* Yakh.), чем в 1943 г., и на рис. 42 приведена климограмма для 1943 г. Сравнение этих климограмм позволяет предположить, что в 1943 г. были менее благоприятные для трипса осадки в ранневесенний период и температура в январе.

Были предложены и другие способы построения климограмм. В частности, Бремер (1928) обозначал на

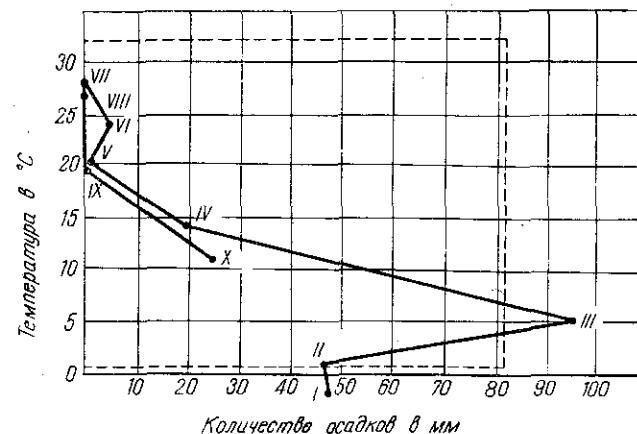


Рис. 42. Климодиаграмма г. Янги-Юля (неполная) для 1943 г. (по Яхонтову и Стовичек)

оси ординат и среднемесячные температуры и суммы месячных осадков, а на оси абсцисс наносил 12 месяцев года. Осадки на диаграмме имеют вид столбцов соответствующей высоты, а температура наносится в виде линии, соединяющей 12 точек, соответствующих месяцам года. Этот метод построения климограмм менее нагляден и потому в последнее время в энтомологии не применяется.

Имея в виду преимущественно наземных позвоночных, А. Н. Формозов (Наумов, 1955) радикально видоизменил метод Бремера. В климограммах, по Формозову, температуру и осадки также наносят на оси ординат, а месяцы года — на оси абсцисс, но на графике добавляется горизонтальная черта, соответствующая температуре 0°С. Температура изображается в виде линии, соединяющей точки, соответствующие средним температурам месяцев года, влажность также дается в виде подобной кривой, причем осадки, выпадающие в виде снега, наносят над чертой нулевой температуры, а осадки, выпадающие в виде дождя, — под этой чертой. Этот метод построения климограмм в энтомологии пока не находил применения.

П. Б. Уваров (1932, 1932 а) видоизменил метод климограмм Болла — Кука, увязав совместное влияние температуры и осадков со стадийностью развития насе-

комых. При этом можно установить влияние различных сочетаний температуры и осадков на разные фазы развития насекомых дифференцированно.

Графическое изображение этого влияния получило название биоклимодиаграммы (первоначально оно было названо Б. П. Уваровым «биоклиматографом», по аналогии с «климографом» Кука). Отличие биоклимодиаграммы от климодиаграммы состоит в том, что точки, относящиеся к температуре и осадкам отдельных месяцев, соединяются условными знаками, обозначающими фазу развития насекомого, в которой оно находится в соответствующее время, например, пунктиром — для фазы яйца, прерывистой линией для личинки, кружками — для куколки и сплошной линией для имаго.

На рис. 43 изображены биоклимодиаграммы развития мароккской саранчи (*Locustana gregaria* Thnb.) на высоких плато и в долинах Малой Азии.

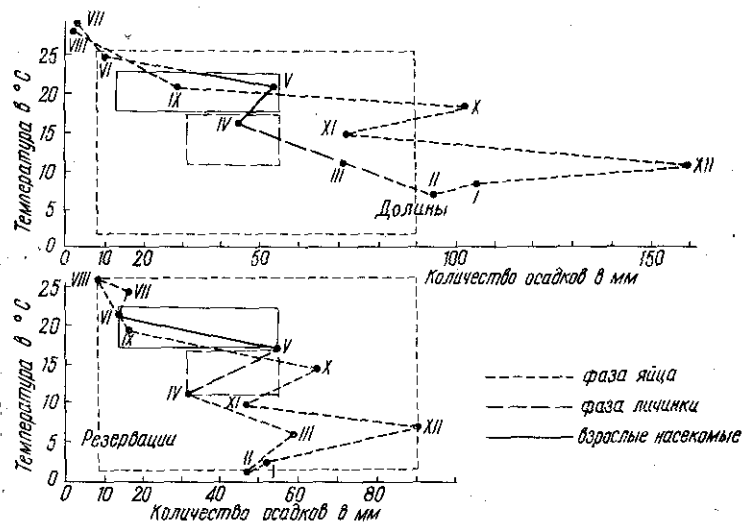


Рис. 43. Биоклимодиаграммы мест массового размножения (резерваций) и депрессивной численности (долины) мароккской саранчи в Анатолии (по Уварову)

Из этого рисунка видно, что на высоких плато в Анатолии, где мароккская кобылка размножается в массе, период развития ее яиц продолжителен вслед-

ствие сухости лета и начала осени. Позднее, при достаточном количестве дождей, температура снижается, и яйца остаются в состоянии покоя. Другая картина наблюдается в долинах, где численность мароккской саранчи сравнительно незначительна. Здесь, в связи с ранним наступлением весеннего тепла, отрождение личинок происходит рано, и дальнейшие фазы развития наступают раньше. Сравнение биоклимодиаграмм показывает разницу климата долин и высоких плато, особенно заметную в зимние месяцы.

Для сравнения климодиаграмм и биоклимодиаграмм удобно пользоваться методом прямоугольника. На климодиаграммах или биоклимодиаграммах тех мест, где тот или иной вид насекомых встречается обычно в массе, или метеорологические условия того года, когда этот вид встречался в большом числе, намечается прямоугольник, две стороны которого представляют максимум и минимум среднемесячных температур, а две другие стороны — максимум и минимум месячных осадков (см. рис. 39—43).

При наложении климодиаграммы или биоклимодиаграммы той местности, где интересующий нас вид насекомого встречается в массовом количестве, или того года, когда этот вид размножался в большом количестве, на начерченную в том же масштабе климодиаграмму или биоклимодиаграмму для мест или года депрессивной численности этого насекомого прямоугольник благоприятных условий не покрывает всего графика. Части графика, лежащие выше прямоугольника, выявляют излишне высокие для данного насекомого температуры, лежащие ниже его — излишне низкие температуры. Части графика, выдающиеся за прямоугольник вправо, характеризуют угнетение численности насекомого излишними осадками, лежащие влево от него — угнетение недостатком осадков.

Например, по данным рис. 41 и 42 видно, что в Янги-Юльском районе в 1943 г. для одуванчикового трипса были неблагоприятны осадки в марте и низкие температуры января, а по рис. 43, — что в долинах Анатолии размножение мароккской саранчи сдерживалось обильными осадками в октябре и декабре — феврале и высокими температурами июля — августа. Биоклимодиаграммы дают возможность установить также, для какой

стадии развития климат той или иной местности или метеорологические условия данного года не являются благоприятными; для этого нужно наметить прямоугольники благоприятных условий для каждой стадии отдельно (см. рис. 43). Мароккская саранча в долинах Анатолии угнетается в фазе яйца летом, поздней осенью и зимой, в конце февраля и первой половине марта — в фазе личинки и в начале апреля — в имагинальной фазе.

На оси абсцисс климограмм и биоклимограмм вместо суммы месячных осадков можно нанести средние месячные показатели влажности (в виде относительной влажности или дефицита насыщения воздуха парами воды), что будет характеризовать действие температуры и влажности (вместо температуры и осадков).

Для районирования скорости онтогенеза, плодовитости, темпов смертности насекомых, что в значительной мере определяет и их численность и часто имеет важное значение для прикладной (сельскохозяйственной, ветеринарной и медицинской) энтомологии, можно пользоваться гидро термическими коэффициентами (термин предложен Г. Т. Селяниновым в 1930 г.). И. А. Рубцов (1938), принимая за основу работу Мериама (1894), полагавшего, что животные и растения не развиваются в умеренном климате в среднем ниже температуры  $6^{\circ}\text{C}$ , предложил для географического районирования насекомых формулу:

$$Ar = \frac{p}{\Sigma (t-6)},$$

где  $Ar$  — коэффициент увлажнения (гидротермический коэффициент);

$p$  — среднее годовое количество осадков;

$\Sigma (t-6)$  — сумма средних месячных температур, лежащих выше  $6^{\circ}\text{C}$ .

Нанося на карты равные гидротермические коэффициенты, он получил изопотиды, т. е. линии равного увлажнения. Используя, кроме того, изолинии сумм среднесуточных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$ , он смог очертить ареалы распространения и ареалы вредности некоторых видов насекомых в Европейской и Азиатской частях СССР. Изолинии сумм температур, лежащих

выше  $10^{\circ}\text{C}$ , уточнили картину в связи с тем, что порог развития многих видов насекомых лежит выше  $6^{\circ}\text{C}$ .

Очевидно, если брать конкретные виды насекомых, для которых может быть определен указанными в прошлой главе способами температурный порог развития, не потребуется двух интегральных показателей климата и гидротермический коэффициент может быть вычислен по формуле:

$$Ar = \frac{p}{\Sigma (t-c)},$$

где  $c$  — порог развития данного вида; остальные обозначения те же, что и в формуле Рубцова.

Гидротермический коэффициент выражает, таким образом, отношение суммы осадков к сумме эффективных температур.

Гидротермические коэффициенты, равные в разных точках районированной территории, могут быть соединены изолинией и будут характеризовать местности однородные по гидро термическому режиму для данного насекомого. Если при этом вышеописанным методом гидро термограмм определить совместное влияние температуры и осадков на скорость развития, плодовитость, темпы смертности или иные биологические показатели, изолинии дадут районирование насекомых по этим биологическим показателям.

## Глава 8

### ВЛИЯНИЕ НА НАСЕКОМЫХ СВЕТА И ДРУГИХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Влияние света на плодovitость, сроки развития и поведение насекомых. Неоднородность действия на насекомых световых лучей различного спектрального состава. Фотопериодическая реакция насекомых и ее зависимость от температуры, влажности среды и пищевого режима насекомых. Влияние ветра на расселение насекомых, питание и водный обмен со средой. Приспособительные к ветрам признаки строения и поведения насекомых. Реакции насекомых на изменение атмосферного давления и облачность. Комплексное влияние климата и экологическое значение климатических периодов. Микроклимат в жизни насекомых. Фитоклимат.

Свет играет значительную роль в жизни насекомых, так как он влияет на физические и химические процессы, протекающие в их организмах и на их обмен веществ с внешней средой. От силы света и характера световых лучей зависят зрительные восприятия насекомых, а следовательно, и все связанные со зрением особенности поведения и жизнедеятельности. Как было уже видно из материалов 6 главы, поглощение лучистой тепловой энергии солнца и ее отражение оказывают большое влияние на температуру тела насекомого и на процессы терморегуляции и водного обмена. Насколько велико может быть влияние солнечной радиации на температуру тела насекомых, видно из рис. 44.

Поскольку свет оказывает чрезвычайно большое влияние на растительность, то это косвенно должно очень сильно влиять и на насекомых, особенно растительноядных. В 4 главе говорилось, что все пищевые цепи в биоценозах начинаются обычно с растений. Таким

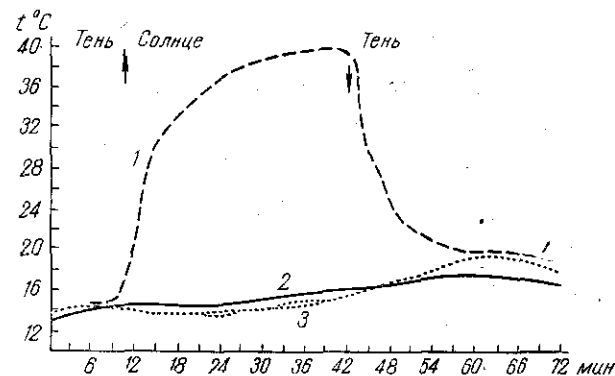


Рис. 44. Температура тела гусениц крапивоницы (*Vanessa urticae* L.) в зависимости от солнечной радиации (по Стрельникову):

1 — температура тела в тени и на солнце, 2 — температура тела в тени, 3 — температура воздуха

образом, свет как прямо, так и косвенно, должен влиять на процветание или угнетение насекомых, на формирование видового состава и популяций отдельных видов в биоценозах.

Несмотря на все это, влияние света на насекомых изучено к настоящему времени еще недостаточно.

Уже давно известно, что одни насекомые активны только ночью, другие днем, третьи в сумерки. Комары (*Culicidae*) или москиты рода *Phlebotomus* Rd. активны в вечернее и ночное время; майский хрущ (*Melolontha melolontha* L.) начинает летать в 9—10 ч вечера, мартовский хрущ (*M. afflicta* Ball.) летает только около полудня при заходе солнца, кавказский мраморный хрущ (*Polyphylla olivieri* Cast.) начинает летать через 5—6 мин после захода солнца. Многие насекомые и, в частности, бабочки (*Lepidoptera*) бывают ночные и дневные, причем некоторые из них, как, например, многие бражники (сем. *Sphingidae*), летают только в сумерки. Известна прямая зависимость между активностью домашней пчелы (*Apis mellifera* L.) и яркостью солнечного света. В 4 главе говорилось, что по характеру фототаксиса насекомых разделяют на фотофилов и фотофобов.

Конечно, все факторы внешней среды действуют на

насекомых не изолированно, а во взаимной связи, поэтому, кроме света, здесь могут оказывать влияние и другие условия. И в настоящей, и в предыдущей главах упоминалось, что на суточный режим особенно влияют температура и влажность. Вечерний лёт мраморного хруща, например, начинается при определенной температуре (Принц, 1932). Все же влиянию света в активности насекомых должно быть приписано во многих случаях основное значение. В пределах температуры от 15,5 до 21,5° С гусеницы златогузки *Nygmia phaeorrhoea* L. всегда держатся в наиболее освещенных местах садка, даже если температура в этих местах ниже, чем в соседних. Синяя сосновая златка (*Phaenops cyanea* F.) заселяет в Белоруссии различные типы соснового леса, но обитает лишь на участках, близких по степени освещенности (Воронцов, 1951). Согласно Старку (1954), тополевая стеклянница (*Sesia apiformis* Cler.) распределяется в тополевых насаждениях Воронежской области в различное время дня на различных расстояниях от опушки, в соответствии с интенсивностью света (рис. 45).

Кроме того, выявлено, что предпочитаемая насекомыми температура на свету и в темноте может отличаться на несколько градусов (Боденгеймер и Шенкин, 1928). Экспериментально установлено, что нормальный суточный ритм активности насекомых, например, гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) и китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* Guer.) может быть изменен искусственным световым режимом.

В опытах Мура и Кола (1921) личинки японского жука (*Popillia japonica* Newm.) ползали тем быстрее, чем ярче было освещение (испытывались 5 градаций яркости света — от 85 до 3276 свечей).

По данным Сэйли (1928), темпы метаболизма у личинок стрекозы *Aeschna umbrosa* Wlk. в темноте постепенно снижаются, а длительное содержание личинок без освещения ведет даже к их гибели. Согласно Р. С. Ушатинской (1961), у гусениц китайского дубового шелкопряда активность каталазы выше при коротком световом дне, а активность цитохромоксидазы, как и сукциноксидазы, наоборот, повышается при длинном световом дне. Гусеницы при длинном световом дне растут быстрее и оказываются более крупными, чем при корот-

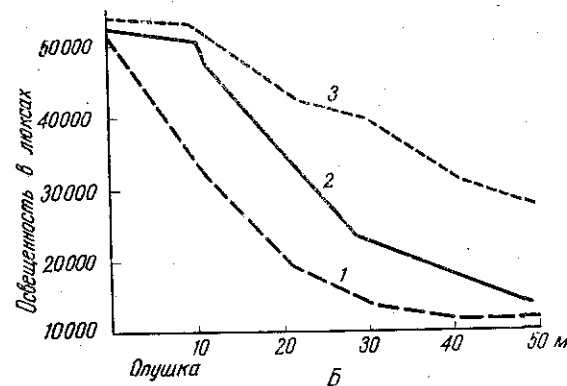
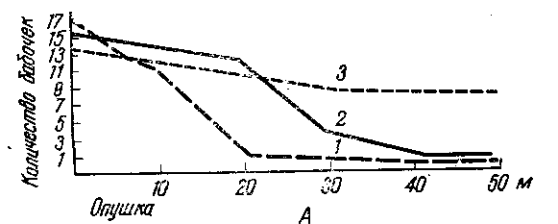


Рис. 45. Распределение тополевой стеклянницы в тополевых насаждениях в зависимости от интенсивности освещения. А — распределение бабочек; Б — степень освещенности на высоте 0,5 м от поверхности почвы (по Старку).  
1 — в 9 ч, 2 — в 11 ч, 3 — в 13 ч

ком, хотя продолжительность их развития и остается одинаковой.

Анатомическое и физиологическое изучение глаз насекомых показало, что у дневных и ночных видов строение и функции глаз неодинаковы. Различают глаза аппозиционного типа, обычные у дневных насекомых, и суперпозиционного типа, свойственные ночным. В глазах аппозиционного типа омматидии (фасетки) обложены поглощающим световые лучи пигментом вплоть до основания, а длина оптической системы в таких глазах равна ее фокусному расстоянию, и ретинула непосредственно примыкает к находящемуся под роговицей хрустальному конусу (или, в слу-



чае его отсутствия, к роговице). В таком глазу до светочувствительных клеток доходят лишь лучи, идущие вдоль оси омматия, а лучи, идущие наклонно к этой оси, поглощаются пигментом. Здесь изображение предмета должно быть вполне точно мозаичное, так как оно происходит от сложения (аппозиции) изображений отдельных мелких частей предмета, воспринимаемых отдельными омматидиями.

В глазах суперпозиционных омматидии с боков также обложены светопоглощающим пигментом, но этот пигмент не распространяется до их нижних конусов. Длина оптической системы в таких глазах равна ее двойному фокусному расстоянию, ретинула же отделена от хрустального конуса значительным расстоянием. Устройство суперпозиционного глаза позволяет доходить до ретинулы не только световым лучам, идущим вдоль оси омматидия или параллельно ей, но и некоторым лучам, идущим под небольшим углом к ней. В глазах суперпозиционного типа, так же, как и аппозиционного, каждый отдельный омматидий воспринимает лишь часть предметов, но эта часть усилена по яркости благодаря косым лучам. Изображение предмета в суперпозиционных глазах также должно быть мозаичным, но оно составляется из частичек, налегающих друг на друга (суперпозиция) (рис. 46).

Сказанное, однако, не означает, что все дневные насекомые не могут видеть в ночное время, и что все ночные насекомые будут ослеплены ярким дневным светом. У насекомых доказана возможность адаптации к силе света. Адаптация обеспечивается способностью светопоглощающих пигментов перемещаться в пигментных клетках, примыкающих к светочувствительным клеткам. При ярком свете пигмент вполне изолирует один омматидий от другого, и количество света, достигающее сетчатки, благодаря этому уменьшается. Существуют и такие виды насекомых, которые в равной почти мере активны как днем, так и ночью; таковы, например, жук *Passalus cornutus* Fab. или гусеницы шелкопряда *Antheraea pernyi* Guer. первого возраста.

Кроме различной суточной активности, для многих насекомых с полным превращением установлены строго определенные часы отрождения из куколок, что, возможно, также в значительной мере объясняется усло-

виями освещения. Так, например, Бремер (1928) в своих опытах регулировал отрождение бабочек амбарной моли (*Tinea granella* L.), изменяя световой режим при содержании их куколок. Паразит некоторых совков (Noctuide) — муха тахина *Ernestia consobrina* Mg. отрождается в Ленинградской области из ложных коконов между 4 и 30 мин и 7 и утра (Яхонтов, 1927); липовый бражник (*Smerinthus tiliae* L.) выходит из куколок всегда в полдень, тутовый шелкопряд (*Bombyx mori* L.) — между 5 и 8 ч дня, бражник мертвая голова (*Acherontia atropos* L.) — между 4 и 7 ч пополудни (Стрельников, 1934). Конечно, на часы отрождения насекомых из куколок во многих случаях может оказывать влияние не только свет, но и другие сопутствующие факторы среды, особенно температура и влажность.

Свет может влиять на плодовитость, развитие половых продуктов, оплодотворение яиц и яйцекладку насекомых. Плодовитость бабочек тутового шелкопряда, воспитанных из гусениц, содержавшихся на ярком свете,

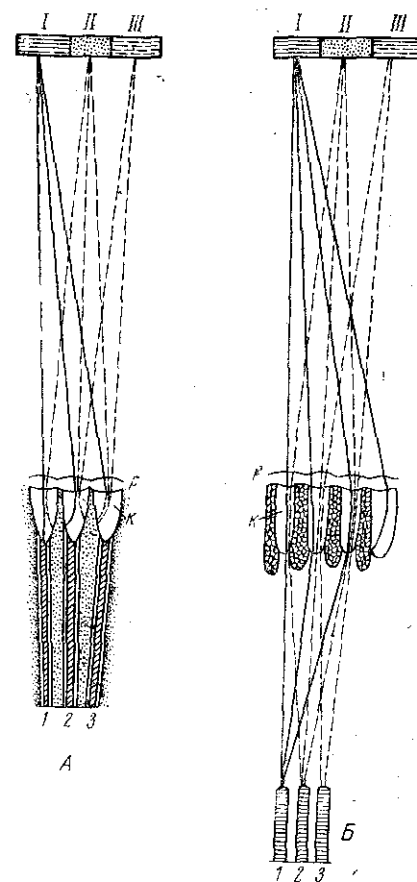


Рис. 46. Схема прохождения лучей света в сложном глазу насекомого (из Кузнецова). А — апозиционного типа, Б — суперпозиционного типа; I, II, III — три поля видимого предмета, соответствующие трем омматидиям; 1, 2, 3 — элементы сетчатки трех омматидиев; p — роговица, k — хрустальный конус

оказывается ниже, чем воспитанных из гусениц при затемнении. У некоторых тлей (Aphidodea) половая зрелость наступает быстрее при достаточном освещении; жуки златки (Buprestidae) предпочитают для откладки яиц деревья, ярко освещенные солнцем; для нормального оплодотворения яиц наездника бракониды *Meteorus versicolor* Wesm. паразитирующего на непарном шелкопряде (*Porthetria dispar* L.), необходимо солнечное освещение (Смис, 1926). Копуляция тараканов (Blattodea) происходит только в темноте; наоборот, по Чопарду (1920), богомолы (Mantodea) предпочитают спариваться при ярком освещении.

В опытах Блунка (1914) развитие яиц плавунца (*Dytiscus marginalis* L.) требовало заметно большего времени на свету, чем в темноте.

Было установлено влияние света на развитие куколок; в частности, для нормального развития куколок бабочек-мешочниц (сем. Psychidae) дневной свет необходим (Штандфус, 1896).

Многочисленные наблюдения над фототаксисом насекомых показали, что сила и яркость света имеют большое значение: малярийный комар (*Anopheles maculipennis* L.), например, имеет световой оптимум при слабой яркости света (Беклемишев, 1944).

Световой оптимум и даже положительный и отрицательный знак фототаксиса могут иногда изменяться у насекомых в зависимости от сопутствующих условий и периода их развития. Личинки первого возраста листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) и личинки первого возраста хлопковой цикады (*Cicadatra ochreata* Mel.) сразу после отрождения из яиц положительно фототактичны. Позднее же они от света уходят (Яхонтов, 1929, 1934).

Различный спектральный состав световых лучей оказывает на поведение насекомых неодинаковое действие. Выявлено, что при помощи органов зрения насекомые лучше воспринимают коротковолновую часть спектра, красные же лучи большинством насекомых воспринимаются так же, как и черный цвет (Фриш, 1914, 1923 и др.). Насекомые различают ультрафиолетовые лучи (Кюн и Поль, 1921). Специфический характер отражения ультрафиолетовых лучей различными живыми организмами помогает насекомым ориентиро-

ваться в живом окружении (Мозохин-Поршняков, 1957). Желто-зеленые лучи, равные по энергии ультрафиолетовым лучам, привлекают положительно фототаксичных насекомых в 20 раз слабее, чем ультрафиолетовые лучи (Мозохин-Поршняков, 1956). Эта особенность ультрафиолетовых лучей уже практически используется в фаунистических исследованиях и службой учета вредителей сельского хозяйства.

Световые лучи различного цвета могут неодинаково влиять также и на развитие насекомых. В опытах Шоба (1880) гусеницы медведицы *Arctia caja* L. развивались значительно быстрее в садках, покрытых фиолетовым стеклом, чем голубым. В свою очередь в садках под голубым стеклом гусеницы развивались быстрее, чем в садках под красным стеклом.

Известна связь активности ночных насекомых и с лунным светом. Лунный свет, как правило, подавляет лёт многих видов, особенно ярко это проявляется у бабочек (рис. 47). При этом в лунные ночи они плохо привлекаются и электрическим светом. Угнетение жизнедеятельности под влиянием лунного света доказано и для комаров (Culicidae) (Мончадский, 1953).

С другой стороны, сначала в Индии, а затем и в других странах, отмечалось, что периоды интенсивного лёта поденок (Ephemeroptera) совпадают с периодом полнолуния (Гори, 1927).

Большую роль в жизни многих насекомых играет продолжительность светового дня. В этом отношении накоплены уже значительные экспериментальные материалы, относящиеся к различным видам насекомых.

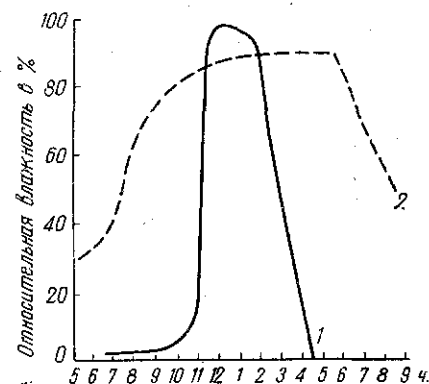


Рис. 47. Влияние лунного света на интенсивность лёта ночных бабочек (сумерки с 7 ч вечера, до 10 ч 45 мин вечера — полная луна (по Чатэни)).  
1 — лёт бабочек, 2 — относительная влажность воздуха

Эти данные в последнее время были обобщены Данилевским (1961).

Фотопериодическая реакция насекомых в значительной мере регулирует сезонное развитие, обуславливая диапаузу и выход из состояния диапаузы. Это доказано к настоящему времени для цикадки *Nephotettix cinctipes* Uhler., колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), комаров *Culex pipiens* L., *Anopheles maculipennis messeae* Fall., капустной мухи (*Hylemyia brassicae* Bouché.), свекловичной мухи (*Pegomya hyoscyami* Panz.), многих *Lepidoptera*, паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* L. и *Pteromalus puparum* L. и многих других насекомых различных систематических групп (Данилевский, 1961 и многие другие работы).

Многочисленные экспериментальные данные показывают, что фотопериодизм — широко распространенное явление, свойственное бивольтинным и поливольтинным (имеющим два или несколько поколений в году) насекомым. Однако на развитие насекомых со слабо дифференцированными сезонными циклами, как, например, комнатной мухи (*Musca domestica* L.), синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala* Mgn.) или капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.), длина светового дня не оказывает влияния.

Моновольтинным видам, как правило, свойствен строго закрепленный наследственностью цикл развития и удлинение светового дня не может приостановить диапаузу (Когуре, 1933; Данилевский и Гейспиз, 1948). Все же у некоторых *Lepidoptera*, особенно зимующих в стадии гусениц, как, например, у медведиц *Spilosoma menthastri* Esp. и *Arctia caja* L., в условиях эксперимента возможно сильно сократить период диапаузы (Гейспиз, 1953; Данилевский, 1957).

Фотопериодическая реакция насекомых проявляется даже при очень слабом освещении в 1—3 лк (Шулл, 1929; Диксон, 1949; Вей и Гопкинс, 1950; Данилевский, 1948 и др.). Она не зависит от интенсивности освещения, и потому в данном случае влияние оказывает не сила света, а световой ритм, который действует, как правило, только на определенную для вида фазу развития насекомого. У некоторых насекомых под воздействием фотопериодизма находятся несколько стадий

развития. В частности, это относится к личинкам и имаго колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.), а также комаров *Culex pipiens* L., *Anopheles maculipennis* L.

Подобно тому как у растений известно два типа фотопериодической реакции (растения короткого и длинного дня), у насекомых также различают короткодневный и длиннодневный типы фотопериодизма. При длиннодневном типе фотопериодизма в условиях непрерывного освещения (а также непрерывного воспитания в темноте) в течение времени, превышающего критический порог, при котором в природной, естественной обстановке насекомое впадает в диапаузу, развитие не останавливается.

Критический световой порог отражает приспособление к осеннему природному режиму освещения. В умеренном климате наиболее распространен длиннодневный тип фотопериодизма. Он свойствен, например, колорадскому жуку (*L. decemlineata* Say.), капустной белянке (*Pieris brassicae* L.), восточной плодовой гусенице (*Laspeyresia molesta* Busck.) (рис. 48). Короткодневный тип фотопериодизма встречается, например, у вол-

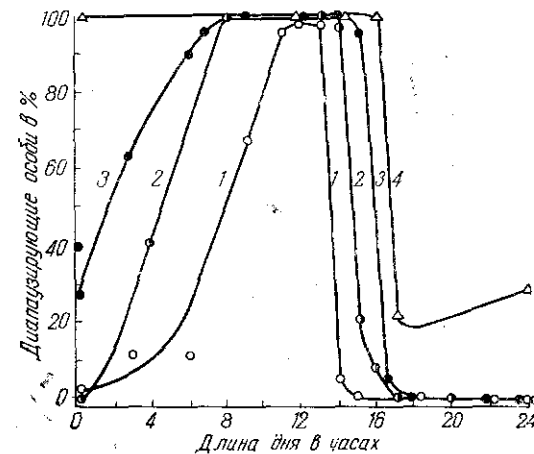


Рис. 48. Фотопериодическая реакция длиннодневного типа (по Данилевскому):

1 — *Laspeyresia molesta* Busck., 2 — *Pieris brassicae* L.,  
3 — *Acrionicta rumicis* L., 4 — *Leptinotarsa decemlineata* Say.

нянки *Dasychira pudibunda* L., совки *Graphiphora triangulum* Hüfn. или тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) (рис. 49). При этом типе круглосуточное освещение (и воспитание в темноте) ведет, наоборот, к замедленному развитию гусениц, а иногда и к их диапаузе, в условиях же короткого дня развитие насекомых ускоряется.

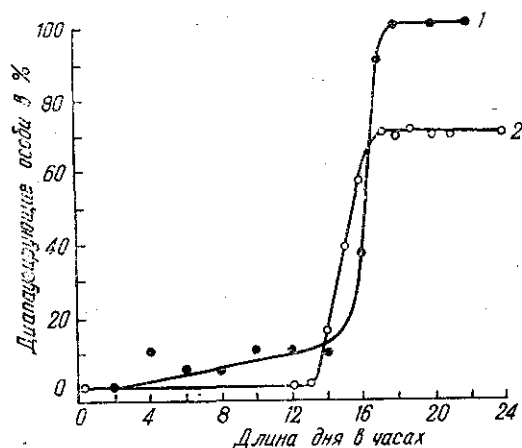


Рис. 49. Фотопериодическая реакция коротко-дневного типа (из Данилевского):  
1 — *Stenocranus minutus* F. (по Мюллеру), 2 — тутового шелкопряда (по Когуре)

Фотопериодическая реакция проявляется лишь в определенных температурных границах.

Диапазон температур, при которых проявляется действие длины светового дня на диапаузу насекомых, у разных видов насекомых неодинаков. Световые условия играют тем большую роль, чем этот диапазон шире (Данилевский и Горышин, 1960).

Для того чтобы вызвать у насекомого состояние диапаузы (спячки), при повышении температуры на каждые  $5^{\circ}\text{C}$ , требуется сокращение светового дня примерно на 1,0—1,5 ч (Горышин, 1957). Но эта закономерность не является всеобщей. У капустницы (*Pieris brassicae* L.), например, критическая длина дня одинакова при температуре 15—26 $^{\circ}\text{C}$ . Кроме того, при некоторых сочетаниях температуры и длины светового

дня не весь состав популяций того или иного вида попадает в диапаузу. В опытах Ш. М. Забирова (1961), например, ложные коконы свекловичной мухи (*Pegomya hyoscyami* Panz.) при 21 $^{\circ}\text{C}$  и освещении в течение 16 ч 30 мин в сутки в диапаузу попадали на 50%, при 12-часовом освещении диапаузировало 85% особей (рис. 50).

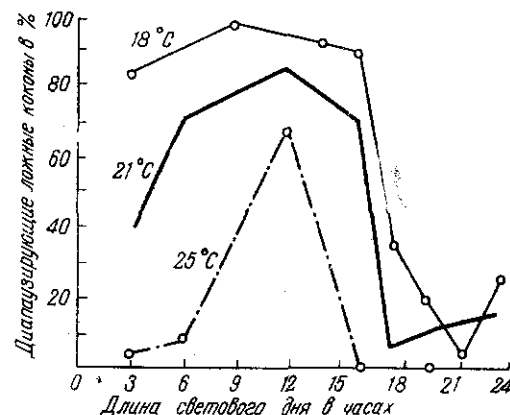


Рис. 50. Связь фотопериодической реакции свекловичной мухи с температурой (по Забирову)

Различные географические популяции насекомых, обитающие в разных широтах, адаптированные к фотопериодическим особенностям этих широт, естественно, неодинаково реагируют на длительность ежесуточного освещения. Так, например, у сухумских популяций бабочки *Acronicta rumicis* L. диапауза куколок вызывается лишь освещением ее гусениц менее 15 ч в сутки, тогда как для белгородской популяции критическая продолжительность светового дня — 16—17 ч (Данилевский, 1957) (рис. 51).

Кроме температуры, фотопериодическая реакция связана также с качеством пищи насекомых. Работы Бабаян (1958), Мкртумян (1958), Севумян (1957, 1962) показали, что мальвовая моль (*Gelechia malvella* Hb.) после питания зрелыми семенами мальвовых растений впадает осенью в диапаузу, при питании же летом молью завязями, цветками или листьями этих расте-

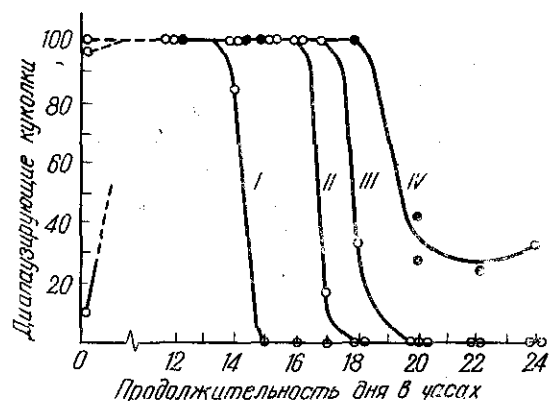


Рис. 51. Диапауза куколок *Acronicta rumicis* L. различных популяций в зависимости от длины светового дня (по Данилевскому):

I — Сухоумской, II — Белгородской, III — Витебской, IV — Ленинградской

ний она окукливается без диапаузы. Кузнецовой (см. Данилевский, 1961) было показано все же, что сокращение светового дня вызывает осенью диапаузу моли при любом пищевом режиме, но критический порог световой реакции при питании на различных растениях неодинаков. При питании осенью на хлопчатнике диапауза наступает при сокращении светового дня до 13 ч 20 мин, а при питании на *Althaea tauriensis* и *Alcea rosea* диапауза наступает уже при длительности суточного освещения 14 ч 20 мин. На рис. 52 показано изменение фототермической регуляции диапаузы хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) при питании гусениц зелеными плодами помидоров и коробочками хлопчатника.

Из ранее сказанного можно видеть, что фотопериодическая реакция насекомых должна находиться в зависимости также от влажности окружающей среды. Что же касается влияния пищи, то, помимо влияния старения кормовых растений, к осени фотопериодическая реакция зависит и от влажности кормового растения.

Ритмическая сезонная диапауза насекомых — приспособление к переживанию неблагоприятных условий

в отдельные периоды года (неблагоприятными могут быть температура, влажность, качество пищи и т. п.). Наступление диапаузы стимулируется особенностями метаболизма, а сезонные изменения фотопериодических условий в периоды, предшествующие диапаузе, сигнализируют необходимость подготовки насекомых к диапаузе, хотя сама по себе продолжительность светового дня и не может подавлять жизнедеятельность насекомых.

Кроме влияния на диапаузу, длина светового дня может оказывать влияние на скорость личиночного развития, на цветные признаки и размеры тела некоторых (но не большинства) видов насекомых и на миграции многих видов тлей. В опытах Кисимото (1959)

личинки цикадки *Nephotettix cinctipes* Uhl. при более длинном световом дне развивались быстрее и отрождались более крупные имаго. В опытах А. С. Данилевского и К. Ф. Гейспиц (1948) сколько-нибудь заметного влияния фотопериодизма на быстроту развития гусениц четырех видов бабочек не было замечено. Влияние длины светового дня на окраску отмечалось у бабочки *Araschnia levana* — *prorsa* L. В условиях длинного светового дня у этой бабочки, как уже упоминалось в главе 6, рыжая форма — *levana* не образуется. Подобное же явление установлено и у некоторых других насекомых. Например, при развитии гусениц листовертки *Peronea fimbriana* Thnb. — *lubricina* Mп. без диапаузы, в условиях длинного дня, бабочки имеют желтый цвет, осенью же из куколок отрождаются темные бабочки. Прежде считалось, что это два самостоятельных вида,

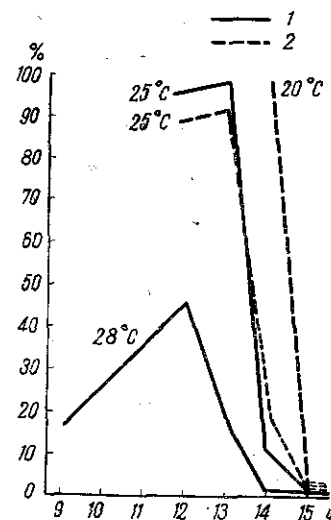


Рис. 52. Влияние пищи на фототермическую реакцию хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) (по Горышину):

1 — диапаузирующие куколки при питании гусениц на помидорах, 2 — то же при питании на хлопчатнике

и желтую бабочку называли *P. lubricina* Mn., темную — *P. fimbriana* Thnb. (Кузнецов, 1955).

Диапаузирующее поколение цикадки *Stenocranus minutus* F. крупнее, чем развивающееся без диапаузы в условиях длинного дня (Мюллер, 1957). У цикадок *Euscelis plebejus* Zett. и некоторых других видов того же рода длина светового дня влияет не только на величину и цвет — но даже на строение гениталий самцов (Мюллер, 1957, 1958, 1959).

При воспитании различных тлей в условиях круглосуточного электрического освещения и в темноте Маркович (1923, 1924) и Шулл (1928, 1929) получали исключительно бескрылое потомство; если же в течение суток личинки тлей находились в темноте по 16 ч и на свету по 8 ч, они вырастали крылатыми. В природных условиях, где соответствующие смены освещения в сочетании с понижением температуры наблюдались на несколько месяцев позднее, также развивались крылатые мигранты. То же самое было констатировано позднее у нескольких других видов тлей, причем подчеркивалось особенно влияние сокращения светового дня на переход от живорождения к яйцекладке (Бонмезон; 1951; Вильсон, 1938; Кентен, 1955; Лис, 1959 и др.).

Изучая тлей рода *Dysaphis* С. В., Шапошников Г. Х. (1959) также установил, что появление осенних мигрантов у тлей в большинстве случаев вызывается удлинением темного периода суток и понижением температуры. И. Дэвидсон (1924) высказал предположение, что действие длины светового дня на появление крылатых тлей может быть косвенным через влияние света на фотосинтез питающих растений.

Наша работа с тлями *Aphis gossypii* Glov. и *A. laburni* Kltnb., не имеющими правильной сезонной миграции (Яхонтов, 1956), позволила сделать вывод о возникновении крылатых особей и последующих миграций при любом ухудшении условий существования. Осеннее укорочение светового дня и понижение температуры, конечно, ухудшают условия жизни, особенно через их влияние на кормовые растения.

У почвенных насекомых и насекомых, живущих внутри стволов деревьев, фотопериодическая реакция не наблюдается (Горышин, 1957), но она доказана у живущей внутри плодов восточной плодовой жоржки (*Las-*

*peyresia molesta* Busck.), причем гусеницы воспринимают наружную освещенность не ниже 32 лк (Диксон, 1949).

Ветер в жизни насекомых играет значительную роль, хотя до сих пор изучено в основном лишь его значение для расселения насекомых некоторых видов.

Большое влияние ветра на насекомых связано с тем, что от него в очень сильной степени зависит испаряющая сила воздуха, следовательно, это влияние тесно связано с водным обменом насекомых со средой. Из предыдущих глав общий характер влияния движения воздуха (ветра) на насекомых должен быть достаточно ясен.

Для некоторых насекомых было отмечено влияние ветра на питание. Например, личинки богарного прусика (*Calliptamus turanicus* Tarb.) начинают утреннее питание при сильном ветре позднее. В ветреную погоду они питаются при нагревании воздуха до 20° С, а при значительном ветре — только при температуре воздуха 28° С, тогда как при отсутствии заметного движения воздуха утреннее их питание начинается уже при температуре 16—18° С (Лепешкин, Зимин и Спасский, 1931).

Многие насекомые при сильном ветре вообще лишены возможности питаться и укрываются в защищенных от ветра местах.

О влиянии ветра на расселение насекомых в литературе имеются многочисленные данные. Мелкие насекомые (тли, мелкие бабочки и т. д.) могут в короткие сроки заноситься ветрами на далекие расстояния и, попав в благоприятные условия среды, могут там обитать. Известны, например, случаи переноса хлопковой моли (*Pectinophora gossypiella* Saund.) на высоте около 1 км из Мексики в США. Бёрнер (1927) отметил массовый налет сложноцветной тли (*Brachycauda helichrysi* Kltnb.) и тлей нескольких других видов в течение одного дня на находящийся в 20 км от материка остров Меммерт в Северном море, где эти тли еще накануне совершенно отсутствовали. Отмечались случаи заноса тлей с Кольского полуострова на снежные массивы Шпицбергена.

После сильного ветра 4 мая 1959 г. в штате Миннесота США были выявлены злаковая тля (*Toxoptera graminum* Rond.) и клоп арлекин (*Murgantia histrionica* Hahn.), которые не являются постоянными обитателями этого штата, а арлекин и вообще ранее здесь от-

существовал. Оба эти насекомые распространены много южнее — до северных границ Канзаса (Годзон и Кук, 1960). Сильные ветры могут переносить на большие расстояния не только мелких и легких насекомых. На острове Уполу (архипелаг Самоа) даже крупные и тяжелые жуки носороги (*Oryctes* sp.) иногда в массе забрасываются вихрями с юго-востока в северо-западную часть острова. Хорошо изучено значение ветров в расселении колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) (Богданов-Катьков, 1947 и др.), лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) (Мельниченко, 1934) и некоторых других насекомых.

В местностях с сильными ветрами видовой состав крылатых насекомых, как правило, сильно обеднен. В частности, влиянию ветров приписывают отсутствие на Фризландских островах в Северном море многих видов дневных бабочек (*Pieris*, *Vanessa* и др.) и некоторых мух сирфид (*Syrphidae*), обычных в близлежащих местах на континенте, а на Фризландском острове Галлиген обнаружено только 24 вида насекомых.

Переносятся ветром не только взрослые насекомые, но и личинки, и гусеницы, чему могут способствовать длинные волоски на их теле или выделяемая ими паутина. Многократно отмечался, например, занос на далекое расстояние в Европе, Азии и Америке гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.). Неоднократно наблюдался разнос ветром личинок первого возраста кокцид (*Coccidae*). Бродяжки (так часто называют личинок кокцид первого возраста) щитовки *Saissetia oleae* Bern. улавливались после ветра на клеевые щиты на расстоянии до 450 футов от мест их отрождения (Куэйл, 1916; Бондарев, 1928 и др.).

Ветер во многих случаях определяет направление перелетов насекомых. Одним насекомым свойствен положительный анемотаксис (т. е. они чаще летят против ветра), другим — отрицательный анемотаксис (они предпочитают летать по направлению ветра). Сливовый долгоносик (*Conotrachelus nenupar* Hbst.), например, летит против ветра (Хюрд, 1920), луговой мотылек (*Loxostege sticticalis* L.), наоборот, по ветру (Мельниченко, 1934); пустынная саранча (*Schistocerca gregaria* Försk.) совершает далекие миграции по направлению муссонных ветров (Щербиновский, 1952).

Конечно, направление полетов насекомых определяется не только анемотаксисом, но и другими таксисами (в частности, термо-, гигро-, хемотаксисами). По наблюдениям Пултона (1921), один и тот же вид бабочек в 18 случаях летел против ветра, в 9 случаях — по ветру и в 4 случаях — перпендикулярно направлению ветра.

Из изложенных материалов видно, что ветер может играть очень большую роль в расселении насекомых и их географическом распространении.

Насекомые, живущие в ветреных местах, приобретают приспособительные морфологические признаки и приспособительное поведение.

Так, в местах с частыми сильными ветрами (как, например, на островах Оклендских, Южная Джорджия, Кергуелен) господствуют бескрылые формы насекомых. Согласно Хингстону, бабочки рода *Parnassius* Latr. в ветреную погоду в Тибете не летают, а будучи потревожены, после коротких взлетов садятся, расправляя крылья и прижимаясь к почве (Хингстон, 1925). Большинство насекомых в районах с сильными ветрами предпочитает держаться на более укрытых участках.

Другие факторы физической среды обитания насекомых, кроме температуры, влажности, осадков, света и ветра, остаются пока совершенно не изученными. Известно лишь, что многие насекомые реагируют на изменения атмосферного давления.

Известно, например, что ласточки могут быть предсказателями приближающегося дождя или бури, так как они летают в это время, гоняясь за насекомыми, низко над землей. Муравьи перед бурей закрывают входные отверстия своих муравейников. Миграции пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria* Forsk.) происходят из зоны высокого давления в зону наименьшего. Н. Панов (1911) сообщал, что появление бражника *Celerio livornica* Esp. над Каспийским морем вдали от берега при спокойной погоде считается моряками предвестником сурового норд-оста, в чем он имел возможность и лично убедиться в 1909 и 1910 гг. Моряки даже называют эту бабочку «нордиком».

Атмосферное давление, как и ветер, изменяя испаряющую силу воздуха, должно отражаться на тепловом и водном обмене насекомых со средой.

В литературе имеются указания и на влияние о б-

лачности как фактора, снижающего активность насекомых. Однако в большинстве случаев оказывалось невозможным отделить влияние облачности, как таковой, от влияния сопутствующих факторов (температуры и проч.). Несомненно во всяком случае связь облачности со световым фактором. Даже если солнце периодически закрывается облаками, это сразу же отражается на интенсивности питания и движения многих насекомых.

Все физические факторы среды, взятые вместе, определяют в различных сочетаниях климат различных местностей, поэтому при учете комплексного их действия можно говорить о влиянии климата на насекомых. Поскольку климат тропических районов характеризуется большим постоянством метеорологических условий, по сравнению с климатом субтропических районов и тем более с климатом более высоких широт, влияние комплекса физических факторов на насекомых по направлению от тропиков на север и на юг подвержено более значительным сезонным колебаниям и более разнообразно.

Климат любой области Земного шара не остается постоянным. Помимо многовековой, охватывающей геологические периоды, смены климатов Земли (ледниковые и межледниковые периоды и проч.), которые обуславливают кардинальные сукцессии биоценозов, указанные в главе 3, известны сравнительно небольшие периодически повторяющиеся климатические изменения. Известны 11-летние периоды, которые связывают с 11-летней периодичностью солнечной активности. В эти годы увеличения площади солнечных пятен усиливается интенсивность солнечной радиации, особенно коротковолнового излучения. Температурные колебания в периоды максимума и минимума солнечных пятен достигают в тропиках около  $0,6^{\circ}\text{C}$ , с уменьшением амплитуды колебаний по направлению на юг и север. Атмосферное давление и осадки в периоды солнечных пятен в одних областях увеличиваются, в других, наоборот, уменьшаются. Все это, конечно, должно отражаться и на жизни насекомых.

Действительно были отмечены 11-летние периоды колебаний численности некоторых насекомых. Пустынная саранча (*Schistocerca gregaria* Försk.) имеет массовое размножение каждые 11—13 лет, в годы увеличе-

ния площади солнечных пятен, что объясняется увеличением осадков в основных очагах распространения этого вида в Пакистане и Индии из-за вторжения потоков арктического воздуха. Достаточно одного дождливого года, чтобы численность пустынной саранчи увеличилась в 40 раз. При двух дождливых годах подряд численность ее может увеличиться в 1600 раз (Боденгеймер, 1929; Щербиновский, 1952). Подобная же 10—12-летняя периодичность размножения была указана во Франции и Бельгии в отношении жуков короедов на вязах. Массовые размножения саранчи *Melanoplus spretus* Walsh. обычно повторяются через 11 лет в периоды минимума солнечных пятен. Массовые миграции бабочек *Colias croceus* Fourc. и *Acherontia atropos* L. происходят каждые 11 лет.

Известны также так называемые Брюкнеровские климатические 35-летние циклы. Характерной чертой этих циклов является повторение наиболее сухой и теплой и наиболее холодной с большим количеством осадков погоды через каждые 35 лет. Данные о массовых размножениях бабочки монашенки (*Lymanthria monacha* L.) за три столетия позволили Цедербауэру (1911) установить, что они происходят в сухие и теплые годы, во многих случаях совпадающие во времени с колебаниями Брюкнеровского цикла. Это опровергают новые исследования М. Г. Ханисламова и других (1962). Ими установлена связь массовых размножений монашенки с влажными годами, обильными осадками. Газов (1925) проанализировал данные за 200 лет и нашел довольно близкое совпадение лет массового размножения листовертки *Tortrix viridana* L. с половинами Брюкнеровских периодов (17 лет). Академик Н. М. Кулагин (1921), проанализировав материалы о численности саранчовых в отдельных странах Европы в XVIII и XIX столетиях, пришел к отрицанию строгой периодичности массового размножения этой группы насекомых.

Данные о влиянии климатических периодов на жизнь насекомых пока еще очень скудны и требуют дальнейшего накопления материалов и изучения.

При учете влияния факторов физической среды на насекомых в очень многих случаях необходимо иметь в виду, что метеорологические условия в отдельных, даже близко расположенных друг к другу местах не



вполне однородны. Так, например, температура, влажность воздуха и почвы, а также сила ветра, инсоляция и т. д. на различных склонах одного и того же холма неодинаковы. Выше нескольких метров над землей метеорологические условия более однородны, чем в зоне обитания насекомых. На высоте 2 м над поверхностью почвы нагретый днем воздух обычно не задерживается и, поднимаясь выше, легче замещается холодным более тяжелым воздухом, спускающимся из более высоких воздушных слоев. В приземном же слое нагретый днем воздух задерживается более длительные сроки, а нагревание воздуха из-за соприкосновения с охлажденной ночью поверхностью почвы днем происходит медленнее.

У поверхности почвы днем температура более высокая и ночью более низкая по сравнению с большими высотами. Влажность воздуха в приземном слое наиболее высокая, особенно это относится к влажности абсолютной, но днем разница ощутительна и для относительной влажности.

Комплекс метеорологических условий в приземном слое воздуха и в отдельных специфических участках территории определяет так называемый микроклимат этих мест.

Существенное влияние на элементы климата и особенно микроклимата оказывает растительность. Растительный покров препятствует нагреванию днем и охлаждению ночью поверхности почвы, повышает относительную и абсолютную влажность приземного слоя воздуха, снижает смачивание почвы при дождях, задерживает таяние снега весной и т. д.

В лесах и садах особенно заметное влияние на микроклимат оказывают кроны деревьев, преимущественно они задерживают солнечные лучи, снижают количество осадков, достигающих почву, препятствуют уплотнению снегового покрова, задерживают весеннее таяние снега. Днем температура воздуха под кронами деревьев летом ниже, чем на их уровне, ночью, наоборот, выше. Сила ветра в лесах, по сравнению с долинами, уменьшена. Для микроклимата в лесах, садах, зарослях кустарников и среди травянистой растительности нередко применяется специальный термин — фитоклимат.

Влияние фитоклимата на распространение лесных насекомых подробно описано А. И. Воронцовым (1960).

## Глава 9

### ПИЩА КАК ФАКТОР СРЕДЫ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА НАСЕКОМЫХ

*Влияние пищи на рост, развитие и выживаемость, жизнеспособность, поведение насекомых и численность их популяций. Зависимость расселения насекомых и видовых ареалов от распределения кормовых ресурсов. Сезонная и возрастная смена пищевого режима. Классификация насекомых по характеру пищи. Пищевая специализация насекомых. Синхронность появления отдельных фаз вегетации растений и стадий развития насекомых. Географические изменения пищевого режима. Физиологические и структурные адаптации к характеру пищи.*

Трофические (пищевые) связи животных со средой были оценены как важнейший экологический фактор еще Форбсом (1888). Он писал, что «... без сомнения из всех свойств среды, окружающей индивид, ни одно не влияет на него в одно и то же время столь сильно, разнообразно и так глубоко, как элементы его пищи. Даже климат, сезон, почва и неорганическая среда влияют обычно на животное через его пищу в той же степени, как непосредственно».

Пища необходима насекомым для увеличения размеров их тела при онтогенезе, для развития их половых продуктов и для восполнения энергетических затрат при их жизнедеятельности.

Важность состава пищи становится очевидной, если учесть, что пища оказывает непосредственное влияние на обмен веществ между организмом и средой. Пища оказывает прямое или косвенное воздействие на плодовитость, быстроту развития, подвижность, диапаузу, темпы смертности насекомых (а следовательно, на их числен-

ность), на характер их группировок (внутривидовых популяций и биоценологических связей) на территории, на их географическое распространение, на строение их органов и величину тела.

В качестве примеров влияния качества пищи на плодовитость можно указать на бабочку карадрину (*Larhygma exigua* Нв.), самки которой при питании нектаром весенних растений откладывают по 1 200—1 700 яиц, а при питании нектаром растений, цветущих в летнее время, — только по 300—600 яиц.

На плодовитость самок озимой совки большое влияние оказывает питание нектаром различных растений (Яхонтов, 1953).

У многих кровососущих двукрылых, у комаров (Culicidae), москитов рода *Phlebotomus* Rd., слепней (Tabanidae), мошек (Simuliidae) обнаружено особое явление, получившее название гонотрофического цикла, сущность которого состоит в том, что развитие яиц стоит в строгом соответствии с питанием самок. Переваривание принятой при питании крови и всасывание продуктов пищеварения идет параллельно с развитием яиц в яичниках; без питания яйца не развиваются. У таких насекомых число периодов яйцекладки равно и числу кровососаний (Беклемишев, 1944; Олсуфьев, 1940). У москита *Phlebotomus papatasi* Scop. развитие яиц без питания хотя и возможно, но численность яиц при этом вдвое уменьшается (Долматова, 1946). Влияние количества и качества пищи на плодовитость экспериментально доказано в настоящее время для многих видов насекомых.

На плодовитость насекомых может влиять не только питание имаго, но и питание личинок самок. О. В. Козулина (1956) установила, например, что вши *Pediculus humanus corporis* De Geer., полученные из личинок, кормившихся 1 раз в сутки, вдвое менее плодовиты, чем полученные из личинок, кормившихся 2 раза в сутки, и в 2,5 раза менее плодовиты, чем полученные из личинок, кормившихся по 3 раза в сутки.

При воспитании личинок жуков фасоловой зерновки (*Acanthoscelides obtectus* Say.) на фасоли была получена средняя плодовитость самок 79 яиц, при кормлении же их на горохе — 34 яйца и на чечевице — только 19 яиц (Бей Биенко и др. 1955).

При питании гусениц озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.), на лебеде (*Chenopodium album* L.), были получены бабочки с плодовитостью 940—1700 яиц, бабочки же, произошедшие от гусениц, кормившихся на кукурузе, откладывали по 80—290 яиц.

В опытах Руднева (1952) бабочки непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) при воспитании гусениц на дубе откладывали в среднем по 532 яйца, на грабе — по 496 яиц, на яблоне — по 384 яйца, а на березе — по 286 яиц.

Зависимость продолжительности развития насекомых от количества и качества пищи также с несомненностью установлена для многих видов. Так, например, рапсовый пилильщик (*Athalia colibri* Christ.) при питании на молодой капусте при температуре в 28°С развивается от молодой личинки до имаго 18 дней и при температуре 17,7°С — 35,6 дня, при питании же на старой капусте он развивается соответственно 22 и 39,3 дня (Степанова, 1961). Гусеницы непарного шелкопряда в опытах Эдельмана (1953, 1957) при питании листьями дуба завершали развитие в 37 дней, на тополе — 38,2 дня, на березе — 43,4 дня и на липе — 43,6 дня.

Другие исследования того же автора (1956) выявили, что сравнительные темпы развития гусениц непарного шелкопряда при питании их разной пищей неодинаковы в разных возрастах: гусеницы первого и второго возрастов на дубе развиваются быстрее, чем на грабе и яблоне, гусеницы же четвертого возраста быстрее развиваются на яблоне, а на грабе быстрее, чем на дубе (рис. 53).

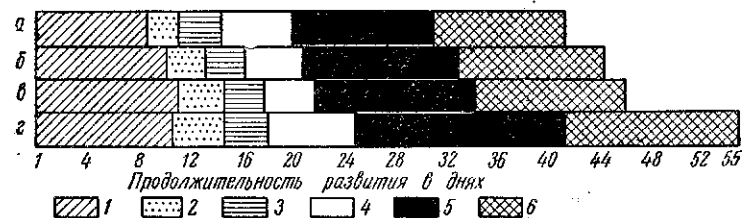


Рис. 53. Скорость развития гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) при различном пищевом режиме (по Эдельману):

а — питание листьями дуба, б — граба; в — яблони, г — боярышника;  
1—6 — первый — шестой возрасты гусениц

Если в пище виноградной филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.) содержится малое количество влаги, развитие тли задерживается, а при дальнейшем уменьшении влаги в пище филлоксера погибает (Ларченко, 1949). Такое же вымирание или миграция в другие места наблюдались при заглублении побегов белой акации, на которой питалась тля *Aphis laburni* Kltnb. (Яхонтов, 1956).

В опытах Геймонса и Ленгеркена (1926) личинка жука мертвоеда *Silpha obscura* L. при питании животной пищей переходила во второй возраст через 5—9 дней, а при питании растительной пищей — в среднем через 9 дней; при питании смешанной (животной и растительной) пищей — в среднем на 8-й день.

Гусеницы платяной моли (*Tineola biselliella* Humm.) при кормлении их шерстью кроликов и рогатого скота при температуре 20—25 °C завершают развитие в 3,5—4 месяца, воспитывание же их в тех же условиях на шерстяных тканях затягивает развитие до 10 месяцев, причем количество линек у гусениц увеличивается.

По опытам Линден (1904), добавление альбумината железа к крапиве, которой кормились гусеницы бабочки крапивницы (*Vanessa urticae* L.), ускоряло их развитие, прибавление же к корму гидрохинона, наоборот, развитие замедляло.

Однако не нужно думать, что всякое изменение химического состава пищи обязательно должно отразиться на скорости онтогенеза любого вида насекомых. Так, например, при одновременном воспитании тлей акациевой (*Aphis laburni* Kltnb.) и хлопковой (*A. gossypii* Glov.) в одинаковых прочих условиях среды на листьях двух видов хлопчатника, на листьях дынь и сорняков гибискуса (*Hibiscus trionum* L.) и просвирника (*Malva neglecta* Wall.) мы не получили разницы в средних цифрах в отношении срока развития от момента рождения до линьки на имагинальную фазу (Яхонтов, 1930, 1956).

Недостаток пищи обычно задерживает развитие насекомых. Так, например, блоха *Pulex serraticeps* Gerv. при недостаточном питании развивается на 10 дней дольше, чем при обильном (Бахметьев, 1907). Некоторые виды насекомых способны выдерживать и еще более длительное отсутствие пищи. Постельный клоп (*Cimex lectularius* L.), например, может выдерживать го-

лодовку в течение многих месяцев и даже дольше года. Эта особенность выработалась у клопа, очевидно, в связи с особенностями его образа жизни. Голодание личинок кожееда *Trogoderma tarsale* Melch. может затянуть их жизнь до 4—5 лет (Водседалек, 1917).

С другой стороны, известно, что недостаток пищи может иногда и ускорять индивидуальное развитие. Так, у гусениц бабочек последнего возраста он обычно стимулирует их преждевременное окукливание.

Обилие подходящей пищи, если другие факторы среды не оказывают заметного угнетающего влияния, благоприятствует массовому размножению насекомых. Во вторичных биотопах, при полевой, садовой или огородной культуре сельскохозяйственных растений, те насекомые, которые к этим растениям приурочены, нередко достигают большого количества и могут причинять заметный вред растениям. Заросли маревых растений (*Chenopodiaceae*) способствуют массовому размножению свекловичных долгоносиков (*Bothynoderes punctiventris* Germ., *Chromoderus declivis* Ol.). Работа автора на хлопчатнике в Узбекистане показала, что численность жуков кокциnellид *Coccinella septempunctata* L., *Adonia variegata* Goeze. и некоторых других возрастает вслед за нарастанием численности тлей, которыми они питаются. Наоборот, депрессия численности тлей влечет за собой и снижение численности кокциnellид. В периоды массового размножения на злаковых полях клопа вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) зараженность его яиц паразитами-яйцеедами может подниматься до 90% и выше (Талицкий). Личинки плавунца *Dytiscus marginalis* L. развиваются тем быстрее, чем больше пищи они съедают.

Качество пищи, даже у весьма многоядных видов, отражается на их жизнестойкости и жизнеспособности. Так, например, при питании гусениц озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) стеблями лебеды наблюдается больший процент смертности, чем при питании стеблями люцерны и, тем более, при питании листьями люцерны (Марков, 1958) (рис. 54). В хлопкосеющих республиках Средней Азии и Закавказья выявлена высокая смертность гусениц хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) при питании на многих видах сорных растений. Рапсовый пилильщик (*Athalia colibri* Christ.), питаясь листьями молодой

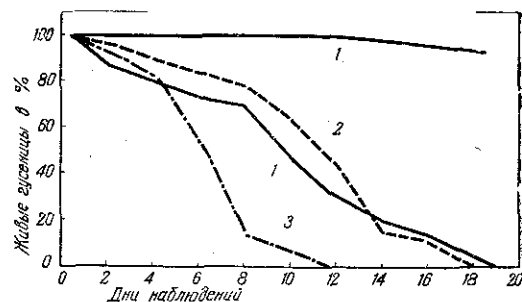


Рис. 54. Выживаемость гусениц озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) при питании следующими растениями (по Маркову):

1 — стеблями лебеды, 2 — стеблями люцерны, 3 — без пищи

капусты при температуре  $20,3^{\circ}\text{C}$ , погибает в период своего развития на 9%, а при температуре  $17,7^{\circ}\text{C}$  — на 15%. При питании листьями старой капусты он погибает соответственно на 17 или 23% (Степанова, 1961). Гусеницы непарного шелкопряда, питаясь листьями дуба, погибали за период развития на 7,3% при питании же листьями березы — на 19,6% и при питании листьями липы — на 30,8% (Эдельман, 1957).

Снижение качества пищи может влиять на сезонный цикл развития насекомых. Световой порог их активной жизни при оптимальной температуре при этом сдвигается в сторону укорочения светового дня. Так, при температуре  $20,3^{\circ}\text{C}$  и длине светового дня 14 ч личинки рапсового пилильщика, питающиеся старым турнепсом, впадают в диапаузу на 100%, а при питании их молодым турнепсом — на 66%. При 15-часовом световом дне они впадают в диапаузу при питании молодым турнепсом на 26% и при питании старым турнепсом на 70% (Степанова, 1961).

Поиски необходимой или наиболее подходящей пищи заставляют насекомых распределяться на территории в соответствии с распределением кормовых ресурсов и занимать в биотопах различные экологические ниши. Круговое или пятнистое расселение видов насекомых по территории в очень значительной мере связано с характером цепей и циклов питания. Определенные

растения привлекают определенные виды питающихся ими насекомых, а последние в свою очередь — своих паразитов и хищников. Навоз, разлагающиеся растительные вещества, трупы животных и т. д. имеют свою специфическую фауну насекомых.

Трофические связи насекомых могут обуславливать не только их небольшие перемещения, но и быть основной причиной миграций за пределы биотопа, в котором они обитали.

В некоторых случаях переселения насекомых, связанные с пищевыми потребностями, носят правильный сезонный характер, особенно четко это выражено у многих тлей (Невский, 1929; Мордвилко, 1931; Шапошников, 1955 и др.). Свекловичная, или бобовая тля (*Aphis fabae* Scop.) первую половину весны развивается на различных промежуточных растениях (фасоли, бобах, свекле, маке, картофеле, моркови и других), а осенью мигрирует на кустарник бересклет, где зимуют ее яйца и где она развивается в начале весны. Тля *Rhopalosiphum nymphaeae* L. живет весной на листьях абрикоса, персика, сливы, миндаля, откуда затем до осени мигрирует на некоторые водяные и растущие близ воды травянистые растения (белую кувшинку, ряску, стрелолист и некоторые другие). Тля *Brachycauda helichrysi* Kltmb. имеет основными растениями персик и сливу, с которых затем переселяется на травянистые сложноцветные растения, и т. д.

Гусеницы бабочки *Xanthia fulvago* L. весной кормятся на ивах (*Salix* sp.), а позднее — на видах рода *Rubus* L. Гусеницы златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.) весной предпочитают для питания растения, содержащие танин, летом же круг их пищевых растений расширяется.

Характер пищи насекомых нередко резко изменяется в зависимости от фазы их развития. Большинство гусениц бабочек питаются растительной пищей, но есть и виды, питающиеся иной пищей. Например, восковая огневка (*Galleria mellonella* L.) питается воском и шкурками от личинок пчел в сотах домашней пчелы (*Apis mellifera* L.); платяная моль (*Tineola biselliella* Humm.) питается шерстью, пером и пухом. Известно свыше 60 видов *Lepidoptera*, гусеницы которых ведут хищный образ жизни, питаются другими насекомыми

(преимущественно тлями и кокцидами) (Яхонтов, 1956); взрослые же бабочки питаются нектаром цветов растений. Бабочки некоторых видов, например, платанная моль, зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) или тутовый шелкопряд (*Bombyx mori* L.), совсем не питаются. Питание имаго не является необходимым в том случае, когда бабочки выходят из куколок уже с развитыми яйцами и повторных яйцекладок у них не бывает.

Питание личинок насекомых в отдельных случаях может влиять и на пол будущей взрослой фазы. Так, например, при угнетении развития (особенно в результате недостатка или плохого качества пищи), у некоторых мучнистых червецов (*Pseudococcinae*), в частности у виноградного червеца (*Pseudococcus citri* Risso) (Ларченко, 1940, 1946) и у калифорнийской щитовки (*Diaspidiotus perniciosus* Comst.) (Попова, 1938), развиваются самцы, которые при обильном количестве подходящей пищи вообще не появляются. Как известно, возникновение различных форм у полиморфных общественных видов насекомых требует особого пищевого режима, что довольно полно изучено у домашней пчелы (*Apis mellifera* L.).

Влияние вида хозяина, питающего паразитных личинок насекомых, на отношение полов будущих взрослых насекомых неоднократно отмечалось для паразитических перепончатокрылых насекомых.

В опытах Ликвентова (1955) процент самок бабочек непарного шелкопряда варьировал от 35,4 до 61,8 в зависимости от пород деревьев, на которых воспитывались гусеницы. В данном случае, вероятно, имела место неодинаковая смертность самцов и самок гусениц при различном кормовом режиме.

Самцы и самки некоторых насекомых питаются разнохарактерной пищей, а нередко один из полов и совсем не питается, тогда как другой нуждается в пище. Известно, что личинки маток (самок), рабочих и трутней (самцов) домашних пчел имеют разнокачественную пищу. Самки некоторых жуков щелкунов (*Elaterridae*), например, щелкуна усачеvidного (*Clon cerambycinus* Sem.), а также мартовского хруща (*Melolontha afflicta* Ball.) и некоторых других насекомых в имагинальной фазе не питаются. Наоборот, у кокцид (*Coccodea*), по

крайней мере у большинства их, у многих комаров (*Culicidae*), мошек, (*Simuliidae*) не принимают пищи самцы.

Миграции насекомых и разнохарактерность питания в разных фазах развития, несомненно, способствуют более полному использованию ими пищевых ресурсов и ослабляют конкурентные отношения с другими членами биоценозов. Влияние пищи на плодовитость, быстроту развития, смертность, подвижность насекомых, очевидно, оказывает регулирующее влияние на численность и расселение насекомых в соответствии с этими ресурсами.

Влияние пищи на географическое распространение насекомых становится очевидным, если пригодная пища (питающее растение у растительноядных видов, или хозяин для паразитных видов) встречается лишь на определенных географических территориях. Это, однако, отнюдь не значит, что источник пищи для насекомого и само насекомое всегда должны иметь совпадающие ареалы, так как лимитирующими распространение вида факторами, кроме пищи, могут быть и другие условия среды (например, элементы климата), но это значит, что более широкий ареал, чем область наличия пригодной для него пищи, насекомое не может иметь.

С другой стороны, у многих животных известно явление географической изменчивости в характере пищи (Наумов, 1955), свойственно оно и некоторым широко распространенным насекомым. Так, например, червец комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), попав в Америку из Дальневосточных стран, стал там в массе размножаться на яблонях, тогда как в странах Азии на яблонях он избегает поселиться, явно предпочитая шелковицу, катальпу и некоторые другие растения. Луговая совка (*Cirphis unipuncta* Haw.) в Северо-Восточном Китае размножается в основном на кукурузе, гаоляне, пшенице, а на Гавайских островах она является первостепенным вредителем сахарного тростника. Правило смены стадий, о котором говорилось в 4 главе, во многих случаях, должно быть связано с географической изменчивостью характера питания. Так, например, озимый червь (*Agrotis segetum* Schiff.) в Центральных областях Европейской части СССР и Сибири питается весной в основном злаковой растительностью, в Средней же Азии

он приурочен весной преимущественно к посевам хлопчатника, причем причины этого лежат в выборе совкой на юге мест более увлажненных, что, в данном случае, связано и с характером пищи.

Географическая изменчивость в характере питания позволяет насекомому шире расселиться, что является приспособлением к условиям различной среды. Конечно, географическая изменчивость может встречаться лишь у эврибионтных видов.

В период размножения у большинства насекомых проявляется инстинкт обеспечения будущего потомства пищей. Самки откладывают яйца или рожают личинок в тех местах, где личинки обеспечены пищей. Капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.), репная белянка (*Pieris rapae* L.) или капустная белянка (*P. brassicae* L.) откладывают яйца только на крестоцветных растениях; мясная муха (*Calliphora erythrocephala* Mg.) откладывает яйца только на мясо и трупы животных и т. д. Выбор места для яйцекладки в большинстве случаев определяется хемотаксисом.

У некоторых видов насекомых формы обеспечения потомства пищей принимают сложный характер. Так, например, оса *Eumenes dimidiatipennis* Sauss. устраивает перед яйцекладкой гнезда, в которые приносит парализованных ею (путем укола жалом) гусениц хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.), карадрины (*Laphygma exigua* Hb.) и некоторых других совков (Noctuidae). Оса откладывает яйца на этих гусеницах и будущие личинки ими питаются. Подобным же образом поступают осы рода *Odynerus* Latr. Сфегиды рода *Sceliphron* Kl. заготавливают в устраиваемых ими глиняных гнездах парализованных пауков.

Самки жуков кравчиков (родов *Lethrus* Scop., *Abrognathus* Sem. et Medv., *Ceratodirus* Fisch.) вырывают норку в плотной почве, по бокам которой устраивают камеры и забивают их частями растений, после чего откладывают на растения в камерах по одному яйцу и забивают вход в камеру со стороны норки землей. Многие жуки навозники, например, священный копр (*Scarabaeus sacer* L.), большой копр (*Homalocoprissus tmolus* Fisch.) или навозники рода *Gymnopleurus* Illig. устраивают из навоза шары или грушевидные тела, которые зарывают в почву и в них откладывают по яйцу, а личинки питаются

навозом. Все общественные насекомые «выкармливают» своих личинок. Личинки домашней пчелы (*Apis mellifera* L.), например, питаются медом и пергой, заготовленными рабочими пчелами; муравьи (Formicidae) выкармливают свое потомство приносимой ими пищей. Некоторые виды термитов (Isoptera) выращивают для питания личинок в их гнездах мицелий определенных видов грибов.

Создание запасов пищи гарантирует личинок от голодания и от затрат энергии на отыскание пищи; последнее обстоятельство создает более экономное использование пищевых ресурсов.

В жизни всех насекомых есть периоды, когда они не питаются: периоды линьки, у насекомых с полным превращением также кукольный период, зимняя или летняя спячка, а многие насекомые при неблагоприятных условиях внешней среды могут на долгий период впадать в состояние диапаузы. Закончившие развитие гусеницы хлопковой моли (*Pectinophora gossypiella* Saund.) в состоянии диапаузы не погибают даже до 30 месяцев. Во время спячки и диапаузы все жизненные процессы в большой мере заторможены и обмен веществ снижен, как об этом говорилось в главе 6. В период же кукольного развития и в периоды линек перестройка организма сопровождается интенсивными энергетическими процессами. Необходимые для энергетических затрат вещества накапливаются насекомыми при питании в периоды, предшествующие диапаузе, спячке, линьке и окукливанию. В это время насекомые особенно прожорливы. Известно, например, какое большое количество пищи поглощают гусеницы шелковичного червя (*Bombyx mori* L.) перед окукливанием.

По характеру питания насекомых разделяют на монофагов, питающихся однородной пищей, и полифагов — многоядных, способных питаться разнообразной пищей. Многоядность насекомых в большинстве случаев ограничена. Однако встречаются насекомые, способные поглощать самые различные органические вещества, вплоть до собственных экскрементов (некоторые термиты, в частности *Acanthotermes turkestanicus* Jakob.), таких насекомых называют всеядными. При большой ограниченности в выборе пищи, например, когда насекомые питаются на растениях одного ботанического семейства, их называют олигофагами.

К монофагам принадлежат тля виноградная филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.), питающаяся только на винограде, тли рода *Pemphigus* Hartig., питающиеся на тополях, и многие другие виды тлей; грушевая медяница (*Psylla pyricola* Först.), живущая только на грушах, некоторые короеды (Ipidae), приуроченные к определенным видам деревьев; однопятнистая рисовая огневка (*Schoenobius incertellus* Walk.) и рисовый водяной слоник (*Hydronomus sinuaticollis* Fst.), развивающиеся только на посевах риса, паразит *Aphelinus mali* Halid., живущий за счет кровяной тли (*Eriosoma lanigerum* Hausm.), наездник *Canidia exigua* Grav., паразитирующий на личинках листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.), наездник *Pseudaphicus malinus* Gah., паразитирующий на червце комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.) и др.

К олигофагам относятся, например, капустная тля (*Brevicoryne brassicae* L.), капустная и репная белянки (*Pieris brassicae* L. и *P. rapae* L.), капустная моль *Plutella maculipennis* Curt., живущие на крестоцветных растениях, листоеды рода *Epithrix* Fourd., питающиеся только на пасленовых, минирующая моль *Gracilaria syringella* F., живущая только на листьях деревьев семейства Oleaceae, яйцеед *Telenomus sokolovi* Mayr., поражающий яйца крупных клопов, принадлежащих к семейству Pentatomidae и т. д.

Большой многоядностью отличаются многие саранчовые (Acridodea), гусеницы озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.), поедающие различные растения, паразит — яйцеед *Trichogramma evanescens* Westw., заражающий яйца различных бабочек, многие хищные жуки (Carabidae), поедающие различных насекомых, червей и моллюсков, и очень многие другие насекомые.

Полифаги, способные питаться очень различной пищей, как правило, все же имеют свою излюбленную пищу, которая может быть неоднородной на разных стадиях развития (как уже говорилось ранее) и даже в одной и той же стадии при различных внешних условиях. Например, более влажный и сочный корм насекомые полифаги поедают при более высокой температуре и низкой влажности воздуха, например (по нашим

наблюдениям), саранчовые — прусики (*Calliptamus italicus* L.).

Следует иметь также в виду, что пища, не свойственная тому или иному виду насекомых, может иногда поедаться вынужденно, при отсутствии или недостатке пищи подходящей. Так, например, личинки азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) лишь при отсутствии другой пищи поедают горох и чечевицу (Никольский, 1925). Паразитическая муха *Ernestia consobrina* Mgn., поражающая гусениц различных совок (Noctuidae), при их отсутствии может поражать и бабочек некоторых других семейств (Яхонтов, 1927). Если нет необходимой пищи, могут поедать другую, не свойственную им пищу и некоторые монофаги. Так, например, при отсутствии листьев шелковицы шелкоичный червь (*Bombyx mori* L.) может есть листья маклюры и одуванчика.

Выше уже говорилось, что питание насекомых не свойственной им пищей (и вообще разнокачественной пищей) может сильно отражаться на их жизненности. Вынужденное питание неподходящей пищей ведет к снижению половой продукции, а иногда и к бесплодию или гибели. Смертность насекомых от не свойственной им пищи может заметно возрастать даже в последующих поколениях.

Насекомых, питающихся только растительной пищей, называют фитофагами, питающихся только животной пищей — зоофагами, питающихся разлагающимися растительными веществами — сапрофагами, питающихся на трупах животных — некрофагами и питающихся навозом — копрофагами.

Неорганическими веществами, как и все животные, насекомые питаться не могут, но многие из них пьют воду.

Между зоофагией, фитофагией, сапрофагией и некрофагией у некоторых насекомых нет четкого разграничения. Так, кузнечики бледнолобые (*Decticus albifrons* F.) и длиннохвостый (*Tettigonia caudata* Charp.) в обычных случаях растительноядны, но иногда охотно пожирают и различных насекомых, выедавая у них наиболее сочные части. Уховертки Федченко (*Oreasobia fedtschenkoi* Sauss.) питаются и на живых растениях, и на разлагающихся растительных остатках, а также

поедают мертвых насекомых и червей. Многие, в типичных случаях растительноядные, гусеницы бабочек, как, например, озимый червь (*Agrotis segetum* Schiff.) и коробочный червь (*Chloridea obsoleta* F.), обладают и способностью к каннибализму (т. е. могут пожирать себе подобных, в связи с чем, по-видимому, бабочки таких видов рассеивают яйца при яйцекладке поодиночке или очень небольшими группами). Каннибализм может быть вызван у некоторых насекомых и недостатком свойственной им пищи. Так, например, известно, что жуки божьи коровки, питающиеся тлями или кокцидами, при недостатке тлей и кокцид могут съедать свои собственные яйца.

Итак, разделение насекомых по характеру пищи на выше названные группы более или менее относительно, и степень специфичности питания у различных видов насекомых различна.

Более или менее узкая специализация питания насекомых (стенофагия) стоит в связи с приспособлениями отдельных видов к совместному существованию с другими видами биоценоза, с занятием такими видами различных биологических ниш и с ослаблением поэтому конкурентных отношений между видами. Узкая приспособленность к питанию однородной пищей повела и к специализации в секрети ферментов и к другим необходимым приспособлениям, что, в свою очередь, позволяет полнее использовать пищу и рациональнее расходовать пищевые запасы.

Цвейгельт (1928, 1930) одним из первых обосновал ход эволюции питания насекомых, которая идет от полифагии, через олигофагию к монофагии.

Однако для монофагии необходима устойчивая кормовая база или строгое совпадение во времени развития насекомого в определенных фазах с появлением в нужных местах в то же время необходимой пищи, или же спячка, или диапауза в периоды, когда необходимая пища отсутствует. Если этих условий не имеется, олигофагия, или даже широкая полифагия, создают лучшие условия для процветания вида.

Фактором, определяющим пищевую специализацию и избирательную способность по отношению к характеру пищи, несомненно являются особенности метаболизма разных видов и стадий развития насекомых,

потребности их к качественному составу жиров, белков, углеводов, наличию определенных минеральных веществ, воды, а также к наличию определенных витаминов.

Очень разнообразна, в связи с характером пищи, ферментативная деятельность средней кишки. У насекомых, питающихся шерстью животных, выделяется специализированный фермент керотиназа, способствующий перевариванию керотина. Лишь очень немногие насекомые, например, гусеницы минирующей моли *Cemimostoma laburnella* Staint. или личинки некоторых жуков усачей (сем. Cerambycidae) секретируют фермент целлюлазу, служащую для усвоения растительной клетчатки. Личинки мясных мух из рода *Lucilia* R. D. секретируют фермент коллагеназу, помогающий переваривать в щелочной среде соединительную ткань и т. д. В переваривании белков пищи в средней кишке многих насекомых участвуют не только ферменты, вырабатываемые ее железистым эпителием, но и ферменты, содержащиеся в самой пище, в частности у насекомых не секретируется фермент пепсин, необходимый для разрушения физических связей белков.

Перевариванию некоторых веществ пищи могут способствовать и населяющие кишечник симбиотические микроорганизмы; благодаря им происходит, возможно, и частичное усвоение растительной клетчатки многими растительноядными формами (Кузнецов, 1948 и др.).

Особенно большую роль играют белковые вещества пищи (Кожанчиков, 1946, 1951; Шумаков, Эдельман, Борисов, 1960; Эдельман, 1961, 1962 и др.), поскольку состав различных белков и пищевая ценность составляющих их аминокислот весьма разнообразны и поскольку в первую очередь от белкового питания зависят особенности их роста и размножения.

Степень полноценности пищи находится также в большой зависимости от энергетических ресурсов пищевых веществ (Винберг, 1962), однако эта сторона трофических связей насекомых остается пока еще почти неисследованной.

За последние годы в СССР и некоторых зарубежных странах разрабатывается методика воспитания насекомых на искусственных средах, это позволило дать более точную оценку их потребностей по отношению



ж различным компонентам корма. В настоящее время разработаны искусственные пищевые рационы для очень небольшого количества видов, принадлежащих к фитофагам и сапрофагам. Но уже и теперь выявлена высокая видовая специфичность насекомых в отношении аминокислот и витаминов, а также выявляются общие потребности как всех испытанных видов насекомых, так и различных их групп в тех или иных компонентах пищи.

Для развития всех насекомых необходим набор из 10 незаменимых аминокислот и 8 заменимых. Среди заменимых кислот глицин и цистин также необходимы для очень многих видов насекомых (Либке и Френкель 1956 и др.). Большинство необходимых для насекомых аминокислот содержится в казеине. Так как сухой казеин усваивается насекомыми плохо, для искусственных сред обычно применяют в настоящее время гидролизат казеина. Обеднение искусственных пищевых сред аминокислотами снижает жизнеспособность насекомых далеко не одинаково. Гусеницы мальвовой моли (*Gelechia malvella* Hb.), например, менее страдают от недостатка аминокислот, чем гусеницы хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) и кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.).

При включении в искусственную среду автолизата дрожжей мальвовая моль способна развиваться при сокращенном наборе аминокислот, для хлопковой же совки дрожжи не только не могут заменять качественное, но и количественное их сокращение (Эдельман, 1962).

Подобная же картина наблюдалась при использовании искусственных пищевых сред с витаминами. Некоторые витамины, например, никотиновая, фолиевая, пантотеновая кислоты, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub>, и биотин необходимы для развития всех насекомых. Потребность в других витаминах у разных видов неодинакова. Так, при отсутствии в искусственной среде витамина В<sub>12</sub> гусеницы кукурузного мотылька не могут развиваться, а у мальвовой моли это только снижает процент выхода бабочек из куколок. Удаление из пищи токоферола на развитие гусениц мальвовой моли не влияет, но бабочки при этом становятся бесплодными, а гусеницы хлопковой совки погибают.

Все вышеизложенное объясняет падение жизнеспособности при вынужденном питании насекомых несвойственной им пищей, а иногда и прекращение роста и развития, или полный отказ насекомых от неподходящей пищи, несмотря на голодание. Особенно хорошо в этом отношении изучен тутовый шелкопряд, о чем имеется обширная литература.

Сходство химизма пищи определяет характер олигофагии и полифагии. Так, например, для вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) типична высокая активность амилазы по отношению к пшеничному крахмалу и более низкая активность — к крахмалу других растений. Вредная черепашка, как известно, приурочена к злаковой растительности, предпочитая пшеницу. Гусеницы капустной белянки *Pieris brassicae* L. нуждаются в определенных глюкозидах, содержащихся в листьях крестоцветных растений и т. д.

Предпочтение одной пищи другой, даже при широкой многоядности, может быть объяснено потребностями насекомых. Так, например, гусеницы непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.), нуждающиеся в танине и специфических белках, предпочитают букковые растения, на втором месте стоят близкие к ним по химическому составу ивовые, далее идут розоцветные и т. д.

Эдельман (1956) приводит показатели физиологического состояния гусениц третьего возраста непарного

Таблица 1  
Физиологическое состояние гусениц при различной пище

Показатели	Дуб	Граб	Яблоня	Боярышник
Средний вес гусеницы, в мг . . . . .	67	50	45	40
Содержание:				
воды, в % . . . . .	83,2	84,5	83,4	84,4
жира к сухому весу в % . . . . .	8,2	8,0	13,7	9,3
общего азота к сухому весу, в % . . . . .	9,6	10,5	10,2	9,2
Дыхательный коэффициент . . . . .	0,86—0,91	0,77	0,83—0,90	0,76—0,78

шелкопряда при питании их листьями различных древесных пород в естественных условиях в Кубинском районе Азербайджана (табл. 1).

Березина (1957) отмечает значительные колебания в весе и в процентном содержании жира в теле личинок восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.) в зависимости от питания корнями различных деревьев и кустарников, в связи с различным содержанием в них общего азота и сахара (рис. 55).

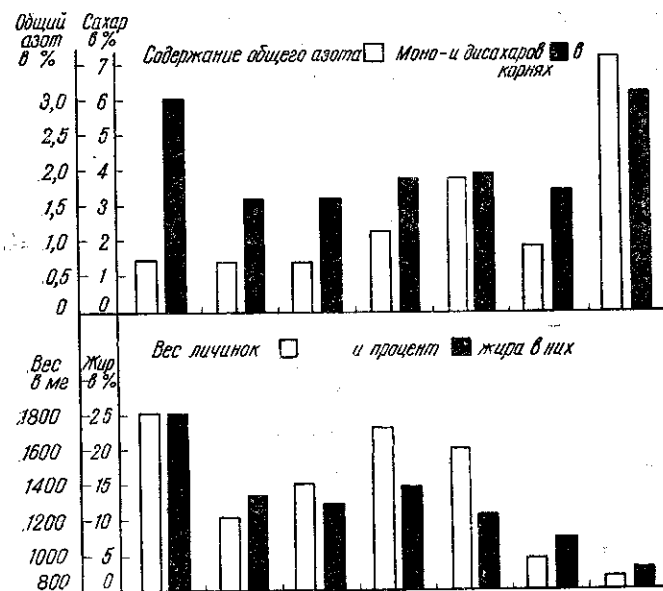


Рис. 55. Влияние пищи на вес личинок восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.) и процентное содержание жира в их теле (по Березиной)

На рис. 56 показано влияние кормового режима на темпы роста и вес гусениц щавелевой стрельчатки (*Acronicta rumicis* L.).

Доказано, что усваивание пищи насекомыми находится в зависимости от ее кислотности. Так, например, для непарного шелкопряда (рН кишечника 9,36) благоприятно питание растениями с повышенной кислотностью; для тутового шелкопряда (рН кишечника 9,8),

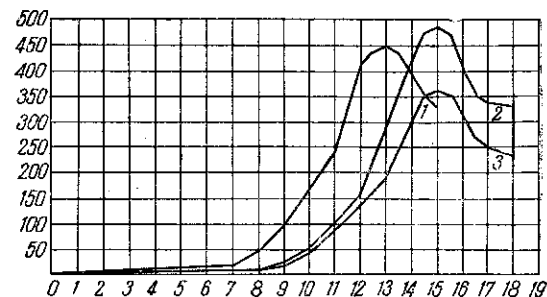


Рис. 56. Влияние кормовых условий на темпы роста и вес гусениц щавелевой стрельчатки (*Acronicta rumicis* L.) (по Кожанчикову):

1 — питание на *Alchemilla*, 2 — на иве, 3 — на черном тополе

наоборот, лучше усваивается пища с пониженной кислотностью. Пища в зависимости от степени кислотности вызывает обычно те или иные сдвиги рН кишечника насекомых.

Для усваиваемости пищи насекомых фитофагов большое значение может иметь содержание в ней воды. Повышенное содержание воды в пище оказывает благоприятное влияние на непарного шелкопряда. Предпочтение более полноценной пище относится, конечно, не только к фитофагам, но и к насекомым других пищевых режимов. Так, например, личинки синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala*) (по данным Кожанчикова, 1945) более приспособлены к питанию мясом млекопитающих, особенно копытных, менее удовлетворяет их потребности мясо птиц и еще менее — мясо амфибий и рыб. У многих жуков карапузиков (*Histeridae*) выявлена высокая степень приуроченности к экскрементам различных животных (Рейхардт, 1930).

Химический состав органов любого растения далеко не остается однородным в различные периоды вегетации, в связи с этим стоит и синхронность появления определенных фаз вегетации растений и стадий развития насекомых. При разрывах во времени появления этих фаз и стадий в качестве приспособительного явления у некоторых насекомых наблюдается состояние диапаузы.

Смена пищевого режима личинок и имаго, свойственная очень многим насекомым, является приспособлением к изменяющейся во времени обстановке.

Питание личинок насекомых, как доказывает Чен (1943), более консервативно, имаго насекомых с полным превращением обнаруживает более легкую приспособляемость к изменению питания. Как правило, имагинальные формы насекомых обнаруживают меньшую потребность в белковой пище, чем личинки. Особенно подробно это изучено у домашней пчелы и хорошо известно для *Lepidoptera*.

Физиологические приспособления к изменению пищевого режима у насекомых полифагов, а отчасти и олигофагов, могут происходить довольно быстро, иногда на протяжении всего нескольких поколений, как это видно из примеров о происхождении биологических форм, приведенных в главе 5. Адаптации же структурного, морфологического порядка несомненно требовали весьма длительного эволюционного периода (см. главы 4, 5).

Зависимость строения насекомых от характера принимаемой ими пищи проявляется прежде всего в строении их ротового аппарата. Первичный, исходный тип ротового аппарата — грызущий, приспособленный для питания более или менее твердой пищей. Такой ротовой аппарат имеют все низшие насекомые (*Apterygogenea*) и насекомые многих отрядов подкласса высших насекомых (*Pterygogenea*). Дифференциация насекомых, приспособление их к пище жидкой консистенции и способам ее добывания, повела к образованию большого разнообразия ротовых частей. Появились ротовые аппараты грызуще-лижущего (*Arodea*), колюще-сосущего (*Hemiptera*, *Homoptera*), многие кровососущие (*Diptera*), режуще-сосущего (сем. *Tabanidae* — слепни), сосущего или лакающего (взрослые *Lepidoptera*), лижущего (многие *Diptera*) и колюще-лижущего (некоторые мухи, например осенняя жигалка *Stomoxys calcitrans* L.) типов.

Названные типы ротовых аппаратов включают различные вариации. Так, например, колюще-сосущий ротовой аппарат кровососущих двукрылых и членистоногих насекомых (*Hemiptera* и *Homoptera*) имеет существенные различия. Ротовые аппараты почти каж-

дого вида насекомых имеют небольшие различия, причем строение ротовых частей связано с характером пищи и способом ее поглощения. Приведем следующие примеры.

Хищные насекомые, схватывающие свою добычу верхними челюстями, — жуки скакуны (сем. *Cicindelidae*), многие жуки жужелицы (*Carabidae*) и др. или отгрызающие ими части растений — жуки кравчики (*Lethrus* sp. sp.) и т. д., имеют крупные верхние челюсти. У личинок стрекоз (*Odonata*), улавливающих свою добычу при помощи нижней губы, последняя видоизменилась в специальный орган «маску» (рис. 57). У клопов, цикад, тлей, вытянутая нижняя губа, включающая колющие щетинки (верхние и нижние челюсти), служащие для прокалывания растительных тканей, получила членистость, обеспечивающую ее сгибание для продвижения колющих щетинок внутрь растительных тканей. Нижние челюсти этих насекомых построены таким образом, что при их складывании образуется два канала — один для насасывания растительных соков, другой для введения слюны внутрь растения. Последнее обеспечивает приток соков к месту сосания путем раздирания растительных тканей.

В колюще-сосущем ротовом аппарате комаров (*Culicidae*) канал для насасывания крови расположен в верхней губе, которая поэтому также имеет вид колющей щетинки, а слюна комара, препятствующая свертыванию крови, поступает через канал внутри особого органа — подглоточника (*hypopharynx*). У слепней (*Tabanidae*) верхние челюсти приспособлены для разрезания кожи людей и животных. У взрослых бабочек (*Lepidoptera*), питающихся нектаром цветков, особое

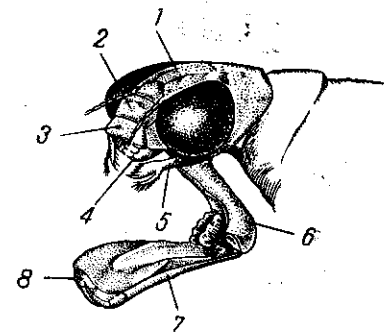


Рис. 57. Голова личинки стрекозы (по Богданову-Катькову):

1 — лоб, 2 — наличник, 3 — верхняя губа, 4 — верхние челюсти, 5 — нижние челюсти, 6 — подбородок, (6 + 7 — «маска»), 8 — щупальцы

развитие получают только наружные лопасти нижних челюстей, которые имеют вид длинного хоботка с каналом внутри. Остальные части ротового аппарата бабочек, за исключением нижнечелюстных щупалец (palpi maxillares), в большей или меньшей степени редуцированы, что связано с питанием их нектаром цветков.

В связи со способом добывания пищи дифференцируется и мускулатура, в частности у насекомых, насосывающих жидкую пищу, сильное развитие получают глоточные мышцы, у насекомых, питающихся твердой пищей, сильно развиты мышцы, приводящие в движение верхние челюсти.

В связи с характером питания и составом пищи видоизменяется и пищеварительный тракт. У плотоядных насекомых длина кишечника относительно короче, чем у растительноядных видов, исключение составляют саранчовые (Acridodea), у которых длина кишечника компенсируется его диаметром. Наиболее длинный пищеварительный тракт имеют насекомые, питающиеся навозом, непереважившимися остатками пищи, уже прошедшей через кишечник другого животного.

Почти все растительноядные насекомые, как и большинство других растительноядных животных, плохо усваивают (а некоторые и совсем почти не усваивают) клетчатку. У насекомых с грызущим ротовым аппаратом значительно сильнее, чем у насекомых, питающихся жидкой пищей, развит мышечный желудок (proventriculus), что связано с тем, что этот орган не только регулирует количество пищи, поступающей в среднюю кишку, но может помогать и перетиранию пищи (ротовой же аппарат только дробит пищу, но не перетирает, не «пережевывает» ее).

Различно устроены в зависимости от характера пищи слюнные железы. У насекомых с экстраинтестинальным (внекишечным) пищеварением, например, у личинок *Coccinellidae* или у личинок муравьиных львов (род *Myrmeleon* L.), слюна и отчасти ферменты средней кишки изливаются через каналы в челюстях внутрь еще не поглощенной пищи.

Перитрофическая оболочка, формирующаяся в начале средней кишки, главнейшее назначение которой — предохранять тонкие стенки средней кишки от поране-

ния твердыми частичками, у некоторых насекомых, в частности у клопов (Hemiptera), блох (Aphaniptera), вшей (Parasita), слепней (Tabanidae), отсутствуют, так как при питании их жидкой пищей отсутствует и опасность поранения железистых стенок кишечника.

У некоторых насекомых всасывание переварившихся пищевых веществ совершается не по всей длине среднего кишечника. У большинства двукрылых (Diptera) всасывание ограничивается передними отделами средней кишки, а у постельного клопа (*Cimex lectularius* L.) не участвуют во всасывании разобщенные участки средней кишки.

Пищеварение в средней кишке происходит у большинства насекомых в слабокислой среде; в зависимости от характера пищи pH колеблется от 6 до 9, а у некоторых растительноядных насекомых пищеварение происходит даже в слабощелочной среде.

В связи с особенностями питания различных фаз развития насекомых строение некоторых их наружных и внутренних органов существенно изменяется. Гусеницы бабочек (Lepidoptera), например, имеют ротовой аппарат грызущего типа, а взрослые бабочки — сосущий аппарат или иногда ротовой аппарат у них, как уже упоминалось, рудиментарен, и они совсем не способны к питанию. Личинки большинства двукрылых (Diptera) имеют ротовые крючки для разрывания пищи, тогда как у взрослых мух соответствующих видов ротовой аппарат лижущего типа, приспособленный для поглощения жидкой пищи.

У личинок многих паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera), развивающихся в теле своего хозяина, и у личинок некоторых перепончатокрылых, развивающихся в замкнутых ячейках — соты пчел (Apodea), ос (Vespidae) и проч. — средняя кишка остается разобщенной с задней кишкой почти до периода окукливания. Непереважившиеся остатки пищи находятся в кишечнике весь период жизни, во время которого они могли бы повредить личинкам, заражая тело хозяина или загрязняя ячейку.

Видоизменения в строении и функциях органов чувств и органов, обеспечивающих подвижность насекомых, также стоят отчасти в связи с отыскиванием подходящей пищи. Большинство насекомых пользуются при

отыскивании пищи органами обоняния и органами зрения. У насекомых, всегда обеспеченных пищей, усики, обычно рудиментарны, если они не выполняют других функций. У личинок первого возраста жуков семейства Meloidae, которым приходится обеспечивать себя питанием (отыскивать кубышки саранчовых для триунгулинов родов *Epicauta* Redt., *Mylabris* F., или попасть в ячейки пчел — для рода *Meloe* L.), имеются хорошо развитые усики. После же линьки у личинок, находящихся среди пищевых запасов со второго возраста, усики становятся рудиментарными. Двукрылые насекомые (Diptera), использующие зрение во взрослом состоянии отчасти и для отыскания пищи, имеют развитые глаза, у личинок же, не нуждающихся в зрении, эти органы совсем отсутствуют.

В значительной мере в зависимости от необходимости отыскать подходящую пищу находится иногда и подвижность насекомых, а следовательно, и связанное с подвижностью строение ног, крыльев, дорзовентральной мускулатуры груди. Например, хищные жуки жужелицы (Carabidae), преследующие свою жертву, имеют ноги бегательного типа (*pedes cursorii*), а бабочки бражники (сем. Sphingidae), пьющие нектар из цветков, иногда (а отдельные виды и всегда) на лету, или стрекозы (Odonata) и мухи ктыри (Asilidae), улавливающие свою жертву на лету, имеют высоко развитый летательный аппарат.

Говоря о связи ног с характером пищи, нельзя умолчать и о строении передних ног богомолов (Mantodea), которые при помощи хватательных ног (*pedes raptatorii*) схватывают добычу, а также о задних ногах пчел (Apoidea), приспособленных для собирания пыльцы цветов (*pedes corbiculati*).

## Глава 10

### ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ С РАСТЕНИЯМИ

Зависимость влияния биотических факторов от плотности популяций. Одностороннее приспособление насекомых к физической среде и двусторонние адаптации сочленов биоценозов. Связи насекомых с растениями. Вред, наносимый растениям насекомыми. Классификация повреждений растений. Перенос насекомыми возбудителей заболеваний растений и поражаемость насекомых грибовыми и бактериальными организмами. Насекомоядные растения. Защитные приспособления растений к повреждениям насекомыми и защитные реакции насекомых по отношению к патогенным растительным организмам. Приспособление насекомых к защитным реакциям растений. Опылительная роль насекомых и взаимные адаптации насекомых и растений, обеспечивающие энтомофилию. Взаимообусловленность эволюции насекомых и цветковых растений. Симбиоз. Роль насекомых в расселении растений и растений в расселении насекомых. Роль растений в качестве убежищ для насекомых. Взаимная зависимость численности насекомых и растений в биоценозе и распределение их популяций на территории биотопа.

Биотические факторы среды в отличие от абиотических по своему действию на насекомых имеют некоторые специфические особенности.

Факторы абиотические — температура, влажность, осадки и т. д. — действуют, как правило, на всю популяцию насекомых более или менее однородно, возможны лишь сравнительно небольшие индивидуальные и групповые отклонения.

Влияние же биоценологических связей в большинстве случаев затрагивает только больший или меньший процент особей популяции. Лишь в очень редких случаях

окажутся заражены каким-либо паразитом или съедены хищником все особи данной популяции. Почти никогда не бывает гибели всей популяции от какого-либо инфекционного заболевания. Только немногие биотические факторы носят иной характер. Например, некоторые симбиотические отношения, в частности отношения с микроорганизмами, населяющими кишечник и помогающими усваивать те или другие вещества пищи (растительную клетчатку и др.), впрочем, эти симбиотические отношения изучены недостаточно.

Степень влияния биотических факторов на популяцию зависит обычно от численности особей на единицу площади, т. е. от плотности популяции. Если температура действует на все особи популяции независимо от того, находится ли на 100 м<sup>2</sup> площади 10 или 10 000 экземпляров данного вида, то для паразитов это далеко не безразлично. Чем гуще будет население хозяина на данной территории, тем легче паразитам отыскать хозяина. При большем скоплении особей на единице площади, с большей быстротой распространяются от одного насекомого к другому возбудители инфекционных заболеваний. Конкуренция между насекомыми, нуждающимися в одинаковых кормовых растениях, имеет тем меньшее значение, чем больше в данном биотопе таких растений, и тем большее значение, чем плотнее, гуще будет население этих насекомых в биотопе.

В связях насекомых с абиотической средой имеется одностороннее приспособление насекомых к среде. Это, конечно, не значит, что насекомые не влияют на окружающую абиотическую среду. Из предыдущих глав об обмене веществ и энергетическом обмене насекомых со средой это видно достаточно ясно. Однако влияние насекомых на физическую среду их обитания (уж не говоря о том, что это влияние не распространяется сколько-нибудь заметно далее микроклиматических изменений на небольших участках) само по себе является в большинстве случаев приспособлением к физической среде.

В биотических же связях, связях между организмами, типично взаимное приспособление, двусторонняя адаптация организмов друг к другу. Если хищник или паразит стремится отыскать свою жертву, то жертва

стремится спастись от паразита или хищника. Если насекомое приспособляется к цветам растений для питания их нектаром, то и растение, для которого посещение насекомых полезно, приспособляется к опылению насекомым, и даже самое выделение нектара произошло как адаптивное к посещению насекомых явление. Если возбудители заболеваний вырабатывают (в историческом аспекте) способы, наиболее обеспечивающие наилучшие для них возможности поражения насекомых, то и у поражаемых насекомых в качестве ответа создаются пути и способы, ведущие к тому, чтобы избежать заболевания.

Двусторонняя адаптация организмов проявляется очень сложно, тем более, что, кроме прямых связей между организмами, существуют и косвенные; взаимоотношения не ограничиваются только двумя видами, но захватывают и весь биоценоз. Кроме того, весьма важно подчеркнуть, что проявление выработанных насекомыми адаптивных черт в большой мере зависит и от разного сочетания факторов абиотической среды. Влияние на численность популяций биотических и абиотических факторов среды носит комплексный характер, как это будет показано в следующей главе.

Все многообразие изменяющихся условий среды ведет к значительным колебаниям численности всех видов насекомых в любом биотопе.

Непонимание диалектических связей между средой и организмом повело к появлению идеалистических теорий о якобы существующем в природе биоценотическом равновесии, о более или менее полном саморегулировании численности отдельных видов на примерно одинаковом уровне. Было высказано предложение рассматривать биоценоз как организм высшего порядка, как физиологическую единицу жизни и т. д. (Тинеман, 1918; Клементс, 1928, 1939; Жерард, 1942; Эмерсон, 1939, 1949, 1950 и др.). Не менее порочны противоположные попытки оторвать организмы от среды, обособивать «равновесие» в размножении отдельных видов «сопротивлением среды» (Чепман, 1925, 1928; Бремер, 1928 и др.).

Организм и окружающая его среда представляют собой единство, но единство это не равнозначно отдельному организму, хотя бы уже по одному тому, что меж-

ду организмами существуют очень своеобразные внутривидовые и межвидовые связи.

Выше говорилось, что в основе биотических отношений между видами в биоценозе лежат пищевые цепи, которые связываются в циклы питания, и что каждая из этих цепей, как правило, начинается с растения. В пище насекомых, как и всех животных, должны быть белки, жиры и углеводы, поэтому они питаются лишь органическими веществами. Источником этих веществ или непосредственно, или через других животных — фитофагов, могут быть только растения. Понятно, таким образом, что растения должны играть большую прямую или косвенную роль в жизни любого насекомого.

Экологические связи насекомых с растениями выражаются, в основном, в питании за счет различных частей растений, косвенно также в питании за счет животных — фитофагов и в паразитизме, а в редких случаях в хищничестве, некоторых растительных организмов на насекомых. Во многих случаях растения используются насекомыми в качестве убежища от неблагоприятных метеорологических условий или укрытия от их естественных врагов (паразитов и хищников). Некоторые насекомые могут расселяться по территории с семенами и опавшими частями растений. Известны случаи симбиоза насекомых с одноклеточными грибами и бактериями, живущими в полости тела насекомых.

Значение насекомых для растений определяется питанием на них насекомых, влиянием насекомых на численность и жизнеспособность других растительных животных, переносом насекомыми возбудителей заболеваний растений, влиянием насекомых на почвенные процессы (аэрацию, гумификацию и проч., о чем будет сказано в главе 12). Некоторые растительные организмы, в свою очередь, развиваются непосредственно на насекомых, таковы, в частности, энтомофторовые и некоторые одноклеточные грибы. Многие бактерии также развиваются за счет насекомых. Есть и высшие насекомоядные растения, способные усваивать белковые вещества. Насекомые помогают расселению растений по территории. Растения и насекомые взаимно обуславливают их географическое распространение.

Питание насекомых на растениях далеко не во всех случаях относится к антагонистическим отношениям, особенно велико взаимное положительное значение питания насекомых — опылителей, в данном случае создаются симбиотические связи.

Насколько может быть велик вред, наносимый растениям питающимися на них насекомыми, видно из огромного количества наблюдений, учетов и специальных исследований, опубликованных специалистами по сельскохозяйственной и лесной энтомологии. Приведем некоторые примеры. Пять экземпляров клопа вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) во взрослом состоянии могут уничтожить весь урожай пшеницы или ячменя в период выхода в трубку на площади 0,25 м<sup>2</sup> (Родд, Гуссаковский и Антонова, 1933). Всхожесть зерна, полученного с зараженных черепашкой полей, снижается до 50%. Свекловичная (бобовая) тля (*Aphis fabae* Scop.) может снизить сахаристость корней свеклы до 69%, а их вес — до 7,4%. На семенниках свеклы эта тля иногда губит урожай семян полностью.

Пораженные гороховой зерновкой (*Bruchus pisorum* L.) семена гороха теряют до 75% всхожести. Просяная мушка (*Stenodiplosis panici* Rohd.) при массовом размножении может погубить весь урожай проса. Повреждения прибрежной мушки (*Ephydra macellaria* Egg.) в Средней Азии иногда вызывают необходимость пересевов риса. Взрослый свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris* Germ.) на Украине иногда полностью губит всходы свеклы на больших площадях. Гусеницы беленной совки (*Chloridea peltigera* Schiff.) уничтожают в Средней Азии до 50—85% бутонов и цветков сафлора. Отмечены случаи гибели до 97% растений на посевах кунжута от кунжутной златки (*Acmaeodera ballioni* Gangl.).

Полная гибель молодых деревьев персиков наблюдается иногда от оранжерейной тли (*Myzodes persicae* Sulz.), молодых деревьев яблонь — от кровяной яблоневой тли (*Eriosoma lanigerum* Hausm.). Плодовые декоративные и лесные деревья частично или полностью оголяются от листьев листогрызущими видами вредных насекомых, например, яблоневой молью (*Hyponomeuta malinellus* Zel.), непарным шелкопрядом (*Porthetria dispar* L.), тутовой пяденицей (*Apocheima cinerarius*

Ersch.) и многими другими, а это ведет к резкому снижению урожая плодов и семян. Так, по данным Б. Г. Шуровенкова (1953), яблоня сорта Апорт в Алмаатинской области при объединении листьев яблоневой молью на 25—100% теряет урожай плодов в этом году на 16,4—71,1%, а ослабленные деревья на следующий год после повреждения дают урожай по сравнению с неповрежденными деревьями на 21—100% ниже.

Средний коэффициент вредности кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.) на кукурузе равен 15,25, средний коэффициент вредности листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) в Средней Азии равен 65<sup>1</sup> (Яхонтов, 1953). Общеизвестно, что во многих странах огромный вред наносят восточная азиатская саранча (*Locusta migratoria manilensis* Meyen.), перелетная саранча (*L. migratoria migratoria* L.), розовый коробочный червь (*Pectinophora gossypiella* Saund.), рисовые огневки (*Schoenobius incertellus* Walk. и *Chilo simplex* Butler.), пшеничный комарик (*Sitodiplosis mosellana* Gehin.), луговая совка (*Cirphis unipuncta* Haworth.), хлопковая тля (*Aphis gossypii* Glov.) и многие другие насекомые.

Общие потери урожая культурных растений из-за питания вредных насекомых достигают огромных размеров. Так, например, в США в 1946 г. было уничтожено 15,1% урожая хлопчатника, в 1950 г. эти потери исчислялись в 908 млн. долларов. Ежегодные потери от всех вредителей в сельском хозяйстве и лесоводстве достигают в США в последнее время в среднем около 4 млрд. долларов.

<sup>1</sup> Коэффициентом вредности насекомого для растения называют отношение потери урожая пораженного вредителем растения к урожаю здорового растения, выраженное в процентах, при условии, что здоровое и пораженное растения принадлежат к одному сорту, начинают вегетацию одновременно и находятся в прочих равных условиях окружающей среды. Коэффициент вредности исчисляется по следующей формуле:

$$K = \frac{a - b}{a} \cdot 100,$$

где  $K$  — коэффициент вредности;  $a$  — урожай здорового растения;  $b$  — урожай пораженного вредителем растения.

Правда, все это относится преимущественно ко вторичным биотопам, где создаются для вредных насекомых, нередко, особо благоприятствующие размножению условия среды, особенно в смысле обилия пригодных питающих растений. Однако и в свободной природе иногда наблюдается огромный вред, наносимый растениям насекомыми. Так, например, заросли дикой яблони в горах Южного Казахстана, Южной Киргизии и Узбекистана иногда почти нацело оголяются яблоневой молью (*Hyponomeuta malinellus* Zell.); автор наблюдал в горах Южного Казахстана дикие заросли кустарника *Cotoneaster* Medik., совершенно обведенные жуками *Litta menetriesi* Fld.; азиатская саранча (*Locusta migratoria* L.) часто на больших площадях по берегам рек и озер, в местах ее резерваций, объедает листья тростника *Phragmites communis* Trin. и т. д.

Вред, наносимый растениям питающимися на них насекомыми, состоит или в обгрызании их органов (почек, листьев, бутонов, цветков, плодов, стволов, стеблей, ветвей, корневой шейки, корней и т. д.), или в высасывании растительных соков из этих органов. В результате повреждений нарушается нормальное поступление питательных веществ и воды из почвы, нарушаются дыхательные процессы, снижаются темпы фотосинтеза из-за потери хлорофиллоносных тканей. Введенные при сосании в ткани растений выделения слюнных желез насекомых нередко разрушают крахмальные зерна и вызывают ненормальное накопление в клетках глюкозы и т. д. В результате питания насекомых происходит задержка в развитии растений. Например, согласно проведенной автором работы, тибель верхушечной почки всхода хлопчатника из-за сосания табачного трипса (*Thrips tabaci* Lind.) или хлопковый тли (*Aphis gossypii* Glov.) задерживает развитие всхода хлопчатника в Узбекистане в среднем на четыре дня, а гибель от сосания этих вредителей вновь образующейся почки сбоку семенодольных листьев приводит в среднем к двухнедельному отставанию растения в развитии (Яхонтов, 1929).

Насекомые с грызущим ротовым аппаратом при питании отгрызают отдельные участки растений; при высасывании насекомыми соков отдельные поврежденные участки растительных тканей отмирают и деформиру-



ются. Ослабленные питанием насекомых растения резко снижают урожай плодов и семян, они менее устойчивы к заболеваниям, часто подвергаются нападению вторичных вредителей. Вторичными вредителями называют таких вредителей, которые на здоровые, крепкие растения, как правило, не нападают, для них необходимо предварительное ослабление растений; например, многие короеды (Ipidae), златки (Buprestidae), некоторые жуки усачи (Cerambycidae).

Характер повреждения растений насекомыми при питании классифицируют следующим образом.

Различают повреждения частей растений (бутонов, завязей, плодов, корней, стеблей и стволов, ветвей, листовых и цветочных почек) наружное и внутреннее. Примером внутреннего повреждения бутонов, завязей и плодов может служить питание розового коробочного червя (*Pectinophora gossypiella* Saund.) или гусениц хлопковой совки (*Chloridea obsoleta* F.) (рис. 58) на хлопчатнике. Группа бабочек, гусеницы которых повреждают плоды фруктовых и ореховых деревьев, носит даже специальное название «плодожорки», таковы, например, яблочные плодожорки (*Carpocapsa pomonella* L., *Carpocapsa sasakii* Mats.), восточная плодожорка *Laspeyresia molesta* Busck., сливяная плодожорка (*L. junebrana* Tr.), ореховая плодожорка (*Sarothrypus musculana* Ersch.). Внутреннее повреждение почек на плодовых деревьях производят, например, гусеницы чехликовой моли (*Coleophora hemerobiola* Fil.) и вишневый слоник (*Rhynchites auratus* Scop.).

Наружное повреждение бутонов, почек, завязей, плодов производят, например, щитовки (Coccidae), тли (Aphididae), некоторые клопы (Hemiptera), многие гусеницы бабочек. На верхних частях стеблей кенафа из-за сосания клопов иногда вообще не остается ни одного бутона или коробочки.

Внутреннее повреждение корней растений производят личинки некоторых златок (Buprestidae), личинки клубеньковых слоников (*Sitona* sp. sp.) на бобовых растениях и др.

Наружное повреждение корней свойственно некоторым тлям (*Triphidaphis phaseoli* Pass.; *Brachyunguis anuraphoides* Nev., *Forda trivialis* Pass. и др.), личинкам многих жуков (например, хрущей — Melolonthinae, чер-

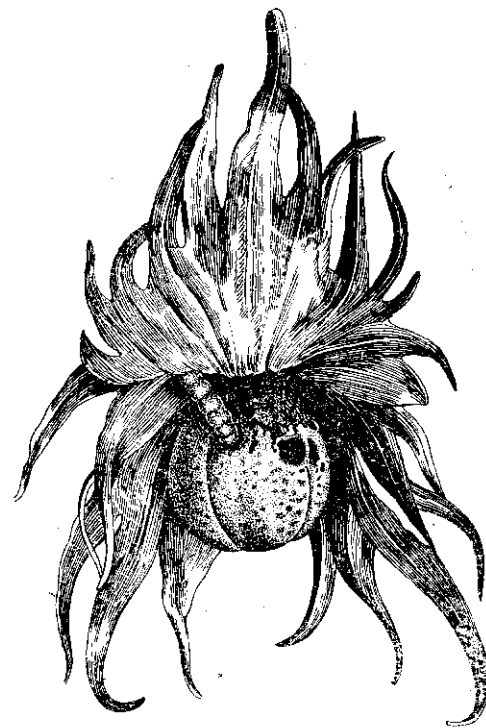


Рис. 58. Коробочка хлопчатника, поврежденная гусеницей хлопковой совки (ориг.; зарисовка Коробичина)

нотелок — Tenebrionidae, щелкунов — Elateridae и т. д.).

Внутреннее повреждение стеблей и стволов растений производят, например, личинки многих жуков златок (Buprestidae), усачей (Cerambycidae) (рис. 59), короедов (Ipidae), личинки хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.), гусеницы бабочек стеклянниц (Sesiidae) и древоточцев (Cossidae), стеблевого (кукурузного) мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.), рисовых огневок (*Chilo simplex* Butler, *Schoenobius incertellus* Walk.).

Наружное повреждение стволов, стеблей и ветвей растений характерно для имаго сафлорного слоника (*Mesogroicus petraeus* Faust.), большой (стволовой) пер-

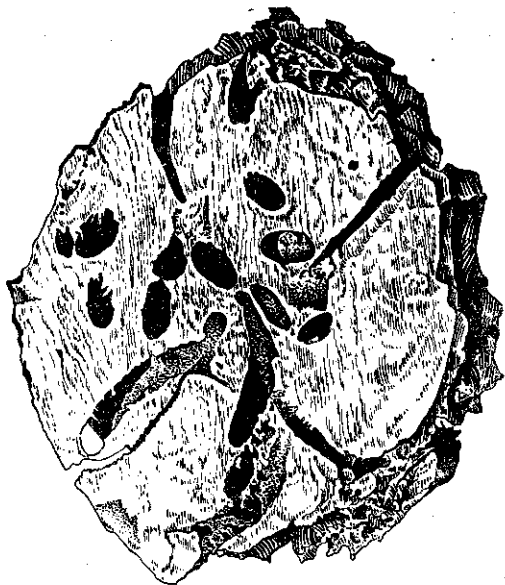


Рис. 59. Поперечный срез ствола, погибшего от повреждения усачом *Aeolestes sar-ta* Sols. (ориг.)

сиковой тли (*Pterochloroides persicae* Chol.) и некоторых других тлей, очень многих кокцид (Coccodea) и т. д.

Если стебель, ветку или корень насекомые перегрызают поперек или вокруг в виде кольца, то такое повреждение называют подгрызанием, или перегрызанием. Таковы, в частности, повреждения гусениц совок подсемейств Agrotinae, личинок жука *Helophorus micans* Fald., взрослых маек (*Meloe* sp. sp.), некоторых видов взрослых короедов (Ipidae), как, например, *Scolytus mali* Bechst. и *S. rugulosus* Ratz.

Повреждение листьев бывает сплошное, когда насекомое поедает весь лист; краевое — когда насекомое выедает с краев листа участки того или иного размера; дырчатое — когда насекомое на листе выедает сквозные дыры; окошчатое — когда насекомое выгрызает на плоскости листа более или менее мелкие участки, оставляя не тронутую верхнюю или нижнюю кожицу; скелетирование — если насекомое съе-

дает мякоть и кожицу листа, оставляя нетронутыми жилки; минирование — когда насекомое, проникши через эпидермис в одном месте, выедает паренхиму листа. По форме различают мины: звездчатые, змеевидные, линейные, пятнообразные, трубкообразные, а в зависимости от поврежденности всей мякоти листа или только его верхней палисадной ткани, или нижней губчатой ткани, мины называют двухсторонними, верхнесторонними или нижнесторонними.

Когда в результате сосания насекомых на листе образуются небольшие пятнышки желтого, белого, бурого или черного цвета, повреждение называется пятнистым. Если листья для питания скрепляются насекомыми вместе паутиной, повреждения называются паутинными гнездами, при свертывании их в трубку — трубчатыми; если происходит сморщивание или скручивание, — повреждения называют деформацией листьев.

Примерами сплошного повреждения листьев может служить съедание их целиком гусеницами бабочек бражников (Sphingidae) в старших возрастах (рис. 60) или другими крупными гусеницами, а также некоторыми саранчовыми (Acridodea) во взрослой фазе или их личинками в старших возрастах.

В качестве примеров насекомых, производящих краевые повреждения листьев, можно назвать листовых древесных слоников (*Polydrosus* Germ.), гусениц бабочек (Lepidoptera) самых различных семейств, саранчовых (Acridodea), сверчков (Gryllodea), кузнечиков (Tettigoniidae) и др. Но характер питания, а следовательно, и тип повреждения листьев в разных возрастах личинок прямокрылых насекомых (Orthoptera) и гусе-



Рис. 60. Объедание листьев растения гусеницей бражника (ориг.)

ниц бабочек может изменяться. Те же виды, которые в последних возрастах производят краевое или сплошное повреждение листьев, в молодом возрасте нередко минируют, скелетируют листья или производят дырчатые повреждения. Таковы, например, прусик (*Calliptamus italicus* L.), или гусеницы капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и многие др.

Очень характерны и своеобразны краевые повреждения листьев пчелами из рода *Megachile* Latr., выгрызающими правильные овалы, полуовалы или полукруги (рис. 61), но в этом случае отгрызенные части листа используются не для питания, а для построения ячеек гнезд, устраиваемых пчелами в почвенных норках или в пустотах стеблей растений.

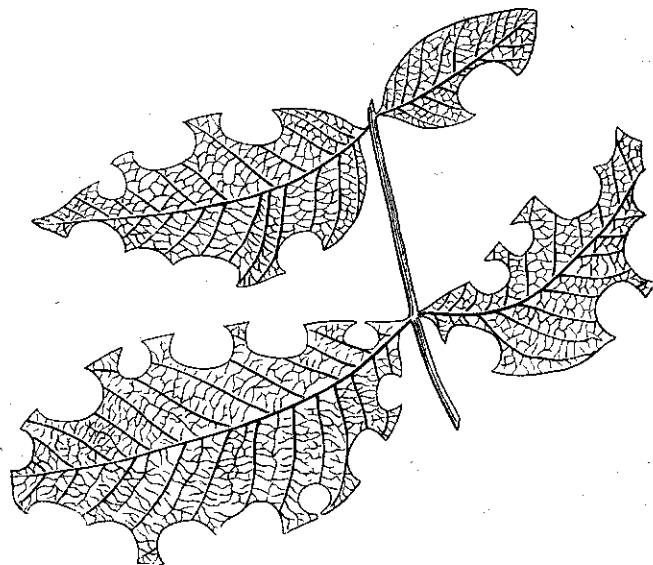


Рис. 61. Лист грецкого ореха, поврежденный пчелами рода *Megachile* Latr. (ориг.)

Дырчатые повреждения листьев производят, например, гусеницы средних и старших возрастов совки карадрины (*Laphygma exigua* Hb.), гусеницы урюковой совки (*Calymnia subtilis* Stgr.) и капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.) в средних и старших возрастах.

Окошчатые повреждения листьев свойственны питанию взрослых мелких листоедов из родов *Phyllotreta*, Foudr. и *Chaetonema* Steph., а также многих других насекомых. Иногда окошчатое повреждение впоследствии превращается в мелкодырчатое, в результате разрушения и выпадения оставленной при питании тонкой эпидермальной пленки листа (рис. 62).

Скелетирование характерно для многих гусениц бабочек в младших возрастах, например, для непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.), карадрины (*Laphygma exigua* Hb.), для многих взрослых жуков листоедов и их личинок, например, для тополевого листоеда (*Melasoma populi* L.) (рис. 63), рапсового листоеда (*Entomoscelis adonidis* Pall.), пядицы (*Lema melanopus* L.), ложногусениц пилильщика *Caliroa cerasi* L. и др.

В качестве примеров минирующих насекомых можно



Рис. 62. Лист свеклы, поврежденный листоедом *Chaetonema breviuscula* Fald. (ориг.)

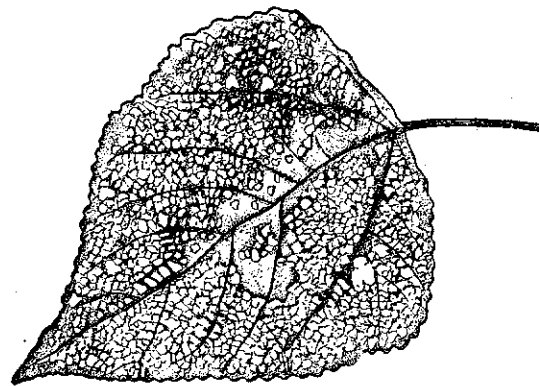


Рис. 63. Лист тополя, скелетированный тополевым листоедом (ориг.)

указать на гусениц первого возраста яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus* Zell.), гусениц первого возраста листовой вертушки (*Recurvaria nanella* Schiff.), гусениц чехликовой моли (*Coleophora hemerobiola* Fill.), кружковой моли (*Cemiosstoma scitella* Zell.), бобовой выемчатой моли (*Anacamptis anthylidella* Hb.), личинок мух родов *Phytomyza* Fall., *Hydrellia* R. D., личинок свекловичной мухи (*Pegomyia hyosциami* Panz.). Этот тип повреждений свойствен преимущественно представителям отрядов Lepidoptera и Diptera, реже Coleoptera.

Пятнистость листьев производится сосущими насекомыми. Так, например, в результате сосания табачного трипса (*Thrips tabaci* Lind.) образуются около жилок мелкие серебристые пятнышки. От сосания клопа вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) остаются белые, потом буреющие пятнышки, бурые круглые пятнышки остаются после питания люцернового клопа (*Adelphocoris lineolatus* Goeze.), светлые многочисленные пятнышки сверху листьев яблони и груши оставляют клопы *Stephanitis oshanini* Vas., *S. pyri* F. (с нижней стороны поврежденных этими клопами листьев появляются многочисленные мелкие черные пятнышки — не результат сосания, а экскременты).

Примерами паутинных гнезд могут служить скрепленные паутинками пучки листьев, внутри которых питаются поодиночке средне- и старшевозрастные гусеницы почковой вертушки (*Tmetocera ocellana* F.); листовой вертушки (*Recurvaria nanella* Schiff.); крупные сплетения паутины вокруг пучков листьев или вокруг целых ветвей, в которых коллективно держатся гусеницы яблоневой и плодовой молей (*Hyponomeuta malinellus* Zell. и *H. padellus* L.), а позднее находятся их коконы; устраиваемые на зиму гусеницами боярышницы (*Aporia crataegi* L.) укрытия из листьев, скрепленных паутинкой и прикрепленных паутиной к ветвям деревьев; паутинные сплетения, устраиваемые на листьях маревых (Chenopodiaceae) и некоторых других растений гусеницами туркестанского свекловичного мотылька (*Loxostege nudalis* L.). Паутинные гнезда на растениях устраиваются в основном гусеницами бабочек (Lepidoptera); в тропических и субтропических районах скрепляют листья паутинкой на деревьях некоторые муравьи (Formicidae), как, например,

*Oecophila smaragdina* Fabr., которые устраивают среди них свои колонии, но при этом они не питаются растениями.

Свертывают листья в виде трубок жуки трубковерты, например, *Rhynchites betulae* L. на березе (личинки трубковертов питаются свернутыми листьями внутри трубок, сделанных взрослыми жуками); гусеницы многих видов бабочек семейства листоверток (Tortricidae), получивших такое же характерное название, как и жуки трубковерты. Трубнообразные свертывания листьев происходят в результате питания некоторых тлей (например, спирально скрученные трубки образует на яблонях тля *Yezabura affinis* Mordv. или из верхушечного листа ячменя тля *Brachycolus noxius* Mordv.).

Деформации в виде неправильного скручивания и сморщивания листьев производят многие сосущие на растениях насекомые: табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind.) на листьях хлопчатника, тли (Aphidodea) на различных растениях, иногда цикады (Auchenorrhyncha), как, например, пенница *Aphrophora spumaria* L.

Деформация и пятнистые повреждения молодых листьев в дальнейшем ведут к разрывам листовой пластинки вследствие отмирания отдельных участков листа, который продолжает увеличиваться в размерах. Это наблюдается, например, при питании табачного трипса (*Thrips tabaci* Lind.), некоторых тлей (Aphidodea), цикад (Auchenorrhyncha). Край разрывов впоследствии зарубцовываются; иногда разрывы имеют сложную зубчатую форму, если отмирание тканей происходило во многих точках. Такие повреждения также относятся по типу к деформациям.

Кроме названных типов повреждений, на листьях, а также на ветвях, стеблях и корнях, в результате раздражающего действия слюны, проникающей в ткани растений при сосании насекомых и соответствующей реакции растения, иногда возникают опухоли различной величины и формы, характерные для вида повреждающего насекомого; такие разрастания тканей растения называют галлами.

Галлы бывают сплошными или полыми, в последнем случае насекомые находятся внутри галлов и покидают их только после образования на них трещин. Сплошные галлы, имеющие крупную величину,

иногда называют раковыми опухолями, хотя никакой аналогии с раковыми разрастаниями тканей у людей и животных здесь не имеется. Примером сплошных галлов могут служить опухоли, вызываемые на стволах, ветвях и на верхней части корней яблонь сосанием кровяной яблоневой тли (*Eriosoma lanigerum* Haum.). В качестве примеров полых галлов можно назвать мешковидные образования на жилках и черешках листьев фисташки, возникающие в результате сосания тли *Slavum lentiscoides* Mordv. (рис. 64), опухоли, вызываемые на листьях тополей тлями рода *Pemphigus* Hartig., огромные (иногда крупнее кулака взрослого человека) вздутия на листьях вязов, образуе-

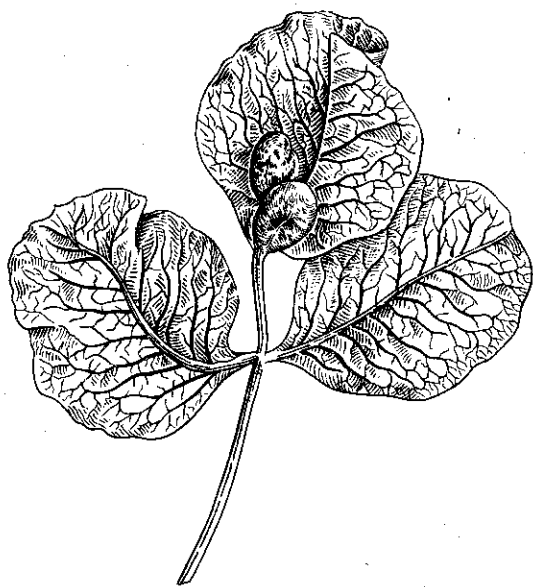


Рис. 64. Галлы тли *Slavum lentiscoides* Mordv. на листе фисташки (ориг.)

мые тлями *Eriosoma lanuginosum* Hartig., и вздутия меньшей величины, образуемые на вязах тлями *E. patchiae* Börn. Вздутия на соломинах злаков, состоящие из нескольких камер, внутри которых находится по од-

ной личинке галловой толстоножки (*Harmolita rossica* Rim. Kors.), или опухоли, вызываемые на ветвях деревьев и кустарников гусеницами стеклянниц (*Aegeriidae*).

Между полыми и сплошными галлами существуют переходы. Например, галлы, в которых вредитель находится короткое время, а затем обитает снаружи галла, таковы галлы пилильщиков рода *Pontania* Costa на иве. Некоторые галлы, вызываемые орехотворками (сем. Cynipidae) или мушками Itonididae, хотя личинки находятся и внутри них, имеют очень небольшие полости при очень толстых стенках галла, так что полыми они могут быть названы лишь очень условно.

Насекомые вредят растениям не только своим питанием, известны и иного характера повреждения. В частности, вред может происходить в результате поранения тканей растений яйцекладом самок при яйцекладке. Крупные хлопковые цикады (*Cicadatra ochreate* Mel. и *C. querula* Pall.) по границам оазисов Средней Азии производят в отдельные годы массовое усыхание вершин растений, перерезая при яйцекладке проводящие сосудистые пучки стеблей (Яхонтов, 1929).

Подобные же повреждения производят сверчки *Oecanthus pellucens* Scop. и *O. turanicus* Uv., откладывая яйца в стебли и ветви различных культурных и дикорастущих растений, следствием чего является засыхание вершин или опадение на них бутонов, цветков или плодов.

Очевидно, должна оказывать отрицательное влияние и яйцекладка внутрь растительных тканей других насекомых — трипсов (Thysanoptera), мелких видов цикад (Auchenorrhyncha), жуков (Coleoptera) и проч. При яйцекладке, в результате раздражения растительных тканей выделениями придаточных желез половой системы самок, иногда образуются галлы, подобные галлам, вызванным питанием сосущих насекомых, например, небольшие вздутия образуются над яйцами некоторых трипсов — одуванчикового (*Thrips taraxaci* Yakh.), трипса фрица (*Taeniothrips friici* Uzel.), откладывающих яйца в эпителий обертки цветущих корзинок одуванчиков (Яхонтов, 1953), и др. Галлы некоторых орехотворок (Cynipidae) и пилильщиков (Tenthredinidae) также возникают не только в результате питания их личи-

нок, но и в результате выделений придаточных желез половой системы, вводимых в растительные ткани при яйцекладке.

Выше упоминалось о том, что на листьях яблонь и груш остаются с нижней стороны очень многочисленные пятнышки экскрементов клопов (*Stephanitis pyri* F. и *S. oshanini* Vass.), эти экскременты закрывают большое количество устьиц на листьях, что отрицательно действует на газообмен деревьев. Подобный вред могут наносить и некоторые другие обитающие на растениях насекомые.

Перенос возбудителей заболеваний растений насекомыми совершается чаще всего во время их питания. В последние десятилетия появилась обширная литература по вопросу о передаче растениям вирусных заболеваний. В отношении многих вирусных болезней передача вируса другим путем, кроме сосущих насекомых, впрыскивающих вирус со слюной во время питания, невозможна. Вирусная болезнь табака «рябуха» передается только тлями (Aphidodea) и табачным трипсом (*Thrips tabaci* Lind.), курчавость листьев картофеля — тлями *Myzodes persicae* Sulz. и *Macrosiphum solanifolii* Ashm.; болезнь «мозаика свеклы» распространяется свекловичным клопом (*Poeciloscytus cognatus* Fieb.). Переносчиком вируса, вызывающего болезнь курчавость листьев хлопчатника, является хлопковая тля (*Aphis gossypii* Glov.), вируса, вызывающего курчавость листьев сахарной свеклы, — цикада *Eutettix tenella* Baker. Вирус мелкоплодности вишни переносят цикады *Scaphytopius acutus* Say. и некоторые др.

Насекомые могут способствовать также заболеванию растений грибными и бактериальными болезнями. Например, заражение плодов различных тропических растений грибом *Nematospora coryli* Pegl. происходит при помощи полужесткокрылых насекомых (Hemiptera), особенно клопа *Nezara viridula* L.; заболевание хлопковых коробочек розовой гнилью вызывается хлопковой совкой (*Chloridea obsoleta* F.), повреждающей коробочки. Массовая гибель карагачей (вязов) в некоторых местах происходит в результате голландской болезни, которая передается от дерева к дереву при помощи жуков заболонников (Scolitinae). Плодовая гниль яблок и груш, вызываемая грибом *Monilia* Persoon, мо-

жет распространяться долгоносиками рода *Rhynchites* Schneid.; люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus* Goeze.) способен переносить бактериозы хлопковых коробочек и т. д.

Некоторые бактерии (например, *Bacterium tracheiphilus* Smith., вызывающая увядание огурцов) могут заражать растения только тогда, когда они пройдут через организм насекомого и будут введены в ткани растений со слюной этого насекомого.

Согласно учению академика Е. Н. Павловского (1939, 1946 и др.), относящемуся, правда, к переносчикам инфекционных болезней людей и домашних животных, но имеющему широкое биологическое значение, существуют природные очаги трансмиссивных заболеваний. Такими очагами являются места с исторически сложившимся комплексом возбудителей заболеваний, их переносчиков и заражаемых хозяев. Все эти компоненты биоценозов взаимно приспособлены друг к другу, они имеют синхронное развитие, хозяева и переносчики имеют соответствующую подвижность и численность, обеспечивающие постоянные контакты. В случае, если переносчиками заболевания является несколько видов животных, возможности постоянства очага увеличиваются; но, как правило, имеется основной, наиболее массовый вид переносчика заболеваний. Численность как хозяев, так и переносчиков их заболеваний и самих возбудителей заболеваний очень зависит от условий среды.

Примерами заболеваний насекомых грибными болезнями могут служить упомянутые в главе 7 эпизоотии, вызываемые энтомофторовым грибом *Tarichium phytonomi* Jacz., среди личинок листового люцернового слоаника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) и *Empusa aulicae* Reich. — среди гусениц златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.). Очень известны осенние эпизоотии среди комнатных мух (*Musca domestica* L.), вызываемые грибом *Empusa muscae* Cohn.; массовую гибель саранчовых (Acridodea) вызывает иногда гриб *E. grylli* Nowak. В дождливые сезоны в Индии щитовки *Lecanium viridis* Green. в массе гибнут от гриба *Cephalosporium lecanii* Zimm. Яблоневая медяница (*Psylla mali* Schm), поражается грибом *Entomophthora sphaerosperma* Fres. (рис. 65), свекловичный долгоносик (*Bothynoderes*



Рис. 65. Яблонева медяница, погубленная грибом *Entomophthora spherosperma* Fres (по Еремеевой)

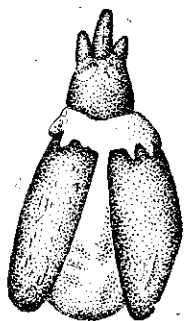


Рис. 66. Свекловичный долгоносик, погибший от заражения зеленой мюскардиной (по Евлаховой и Швецевой)

*punctiventris* Germ.) — зеленой мюскардиной (*Metarrhizium anisopliae* Sor.) (рис. 66.).

Не меньшее значение имеют бактериальные заболевания насекомых, например, бациллы Д'Ерелля (*Cosmobacillus aspidiorum* D'Her.), которые пытались одно время использовать в борьбе с саранчовыми насекомыми. Бактерия *Bacterium galleriae* Met. поражает многих гусениц бабочек; от бактерий чудесной палочки (*B. prodigiosum* Ehr.) в массе погибают многие насекомые. О грибных и бактериальных заболеваниях насекомых имеются литературные сводки Штейнхауза (1950, 1952), Евлаховой и Швецевой (1953).

В качестве примера насекомоядных растений можно назвать болотное растение росянку (*Drosera*), улавливающее насекомых клейкими выделениями многочисленных желез листа, эти выделения содержат пищеварительные ферменты. Тропическое насекомоядное растение *Nepenthes villosa* улавливает насекомых при помощи кувшинообразного листа (рис. 67). «Кувшин», при попадании в него насекомого, закрывается другой частью листа, играющей роль крышки. Во внутренних стенках листа имеются железы, выделяющие пищеварительные соки.

Как у насекомых по отношению к болезнетворным растительным организмам, так и у растений по отношению к нападению вредных им насекомых, а также передаваемых ими заболеваний, должны вырабатываться защитные, приспособительные реакции,

хотя этот вопрос к настоящему времени еще очень плохо изучен.

Защитным, приспособительным явлением у насекомых

по отношению к некоторым болезнетворным микроорганизмам, в частности к некоторым бактериям, очевидно, служит фагоцитоз. Роль фагоцитов гемолимфы насекомых во многом подобна роли фагоцитов у высших животных. Отдельные фагоциты для разрушения инородных органических тел, поступивших в организм насекомых и имеющих большую, чем сами фагоциты, величину, собираются во временные скопления, образуют капсулу вокруг инородной частицы и коллективно ее разрушают. Постоянные скопления фагоцитов, или фагоцитоподобных клеток, имеются также в области спинного сосуда.

У некоторых насекомых выявлена секреция бактерицидных веществ. Так, аргентинский муравей *Iridomyrmex* продуцирует иридомицин, близкий по своему химическому составу к непетолактону, выделяемому губоцветными растениями *Nepenthes catara* L. (Паван и Пинчетти, 1955). В секрете мандибулярных желез муравья *Dendrolasius fuliginosus* Latr. содержится бактерицидное вещество дендролазин (Паван, 1956). Сильными бактерицидными свойствами обладает секрет сегментных желез личинок тополевого листопада (*Melasoma populi* L.) и личинок ивового листопада (*Phyllodecta vitellina* L.) (Вэйн, 1943; Паван, 1953).

Наряду с фагоцитозом и секрецией биологически активных веществ, как средствами защиты от болезнетворных микроорганизмов, насекомые обладают, подобно высшим животным, гуморальной реакцией — способностью крови вырабатывать особые вещества — антитела, вступающие в химическую реакцию с проникшими в кровь чуждыми белками (антигенами) и их обеззараживающие.

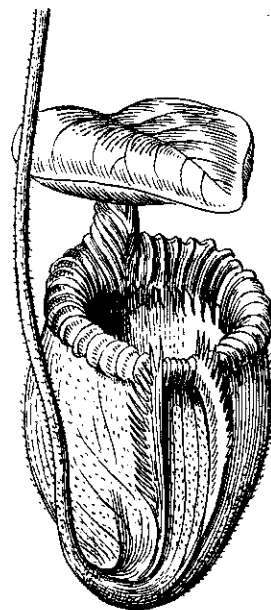


Рис. 67. Лист насекомоядного растения непентес (по Кернеру)

Перитрофическая оболочка средней кишки, образуемая у многих насекомых из выделений железистых клеток начальной части этого отдела пищеварительной системы, непроницаема для многих бактерий, поглощаемых вместе с пищей. Возникновение перитрофической оболочки вызвано не только необходимостью предохранить тонкие эпителиальные стенки средней кишки от твердых частичек, о чем упоминалось в предыдущей главе, но и как приспособление, защищающее организм насекомого от некоторых заболеваний.

Все это касается, по-видимому, больше бактериальных, чем грибных заболеваний.

В отношении грибных заболеваний (как и бактериальных) у насекомых может существовать приспособительное поведение, препятствующее контакту с возбудителями заболеваний. Так, при изучении биологии кокцинеллид *Brumus octosignatus* Gebl. и *Semiadalia undecimnotata* Schneid. мы обнаружили скопления жуков, зимующих в горах из года в год в одних и тех же пунктах. Среди некоторых скоплений наблюдается массовая смертность жуков от заболевания, вызываемого грибом *Tarichium* sp. Оказалось, что такие пункты в следующем году не привлекают кокцинеллид. По-видимому, ими руководит выработавшийся в качестве защитного приспособления отрицательный хемотаксис (различный запах больных и здоровых жуков в скоплениях отчетливо ощущается и человеком) (Яхонтов, 1950).

Представления о приспособительных особенностях растений, возникших для защиты от вредных насекомых, носят пока большей частью более или менее гипотетический характер. Предполагается, что некоторые анатомические черты растений, такие, как толщина кутикулы, опушенность, а также некоторые физиологические признаки (ядовитость и проч.), являются адаптациями по отношению к поедающим их животным, и особенно к насекомым. Хотя известно, что едва ли не все виды растений подвергаются нападению насекомых, все же легко допустить, что названные признаки ограничивают число видов насекомых, способных к питанию за счет их, а те виды, которые поедают такие растения и вредят им, выработали ответные реакции, в частности,

приспособили к ядовитым веществам характер своего метаболизма.

О том, что насекомые могут видоизменять характер метаболизма в зависимости от пищи, уже было сказано в предыдущей главе, а также в главе 5, где говорилось об образовании биологических рас и видов у насекомых. Еще в половине шестидесятых годов прошлого столетия Уолшем было замечено, что предпочтение кормового растения у многоядных видов насекомых может изменяться, а Голкинсом было даже сформулировано особое правило выбора хозяина, согласно которому многоядным насекомым предпочитается всегда то растение, к которому оно приспособилось в предыдущих поколениях. Справедливость этого правила с начала настоящего столетия нашла подтверждение во многих специальных работах (см. главу 5).

Таким образом, в частности, произошли расы мухи *Pegomya hyoscyami* Panz. повреждающей свеклу, от мух, питавшихся раньше на белладонне и маревых (*Chenopodiaceae*) растениях (Камерон, 1914, 1916); так произошли и различные кормовые расы листоеда *Phratora vitellinae* L. (Шродер, 1903) и т. д. Поэтому в литературе подчеркивалось (Штейнер, 1925 и др.), что для правильного понимания поведения любой популяции насекомых важно учитывать поведение предыдущих генераций.

Регенерационная способность растений, более или менее быстрое восстановление объединенных насекомыми листьев, ветвей или корней, несомненно, является также защитной реакцией растений.

Некоторые авторы (Цвейгельт, 1928, 1931) склонны рассматривать даже образование полых галлов, внутри которых длительное время изолированы вредные насекомые, как реакцию защитного порядка, поскольку галлы ограничивают насекомых и препятствуют их расселению на весь период их изоляции.

В последнее время установлено, что у растений, подвергшихся нападению листогрызущих насекомых, энергия дыхания резко увеличивается, а это обеспечивает ускорение восстановительных процессов и интенсифицирует фотосинтез как оставшихся неповрежденных, так и вновь появляющихся листьев. При повреждении листьев листогрызущими насекомыми деятель-



ность ферментов растения приобретает большую направленность на вовлечение продуктов гидролиза в биосинтез и на связывание азота. Срок деятельности листьев, оставшихся неповрежденными, удлиняется, и отток ассимилятов из листьев к растущим органам увеличивается. Все эти физиологические изменения являются несомненными признаками приспособительных реакций растений к повреждениям (Попов, 1959).

Происхождение приспособительных особенностей анатомического порядка в качестве защиты от нападения вредных насекомых кажется тем более вероятным, что подобные же приспособления по отношению к полезным насекомым уже давно выявлены и убедительно объяснены. Кроме того, подобные приспособления по отношению к растительноядным млекопитающим находили и экспериментальное подтверждение. Так, например, наличие колючек на некоторых растениях может препятствовать поеданию их скотом, и хотя колючки могут быть поняты так же, как средство к уменьшению потери влаги, почему такие растения особенно распространены именно в местностях с пустынным климатом, все же, когда Лютер Бербанк вывел искусственно кактусы без колючек, они стали использоваться на корм скоту на пастбищах.

В качестве защитных от нападения бескрылых насекомых морфологических приспособлений истолковываются полосы направленных вниз щетинок, расположенных ниже узлов стебля *Galeopsis* L., или клейкие кольца на стеблях *Lychnis viscaria*, *Silene viscosa*, *S. nutans* (Крапелин, 1913).

Толщина кутикулы, очевидно, может иметь значение в отношении сосущих насекомых с коротким хоботком по аналогии с данными, полученными в последнее время для растительноядных клещей сем. *Tetranychidae* (Лебедев, Кособуцкий).

Советскими селекционерами выведены сорта подсолнечника, семена которых имеют углеродистый слой между пробковой тканью и склеренхимой, недоступный для челюстей гусениц подсолнечной огневки (*Homoeosoma nebulella* Нб.). Такие сорта, получившие название «панцирных» или «молеустойчивых», совершенно не страдают от названного вредителя.

Для избежания нападения вредных насекомых может иметь значение быстрота созревания растений. Так, например, на Яве жук из сем. *Anthribidae* на 75% повреждает семена *Thepghosia candida*, но рано созревающие семена родственного растения *T. vogelli* им не повреждаются. Конечно, выработалось ли это свойство в связи с жуком еще сомнительно, но самая мысль о подобных возможностях у растений логична.

Озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.) нападает на хлопчатник только до времени одревеснения стеблей всходов. Характер онтогенеза злаков имеет во взаимоотношениях между ними и шведской мухой (*Oscinosoma frit* L.) решающее значение. Относительная устойчивость злаков определяется в основном скоростью начального развития и темпом увеличения конусов нарастания.

Установленный П. Г. Чесноковым (1956) факт варьирования устойчивости пшениц к повреждениям шведской мухи в зависимости от экологических условий (причем сорта, устойчивые на юге, обычно, оказываются неустойчивыми на севере и наоборот) получил новое освещение в работах Жуковского и Шапиро, оглашенных в 1960 г. на IV Всесоюзном энтомологическом съезде. Выяснилось, что устойчивый на юге сорт Мелянопус 69 медленно развивает конус нарастания на севере, на сорт Диамант большое влияние оказывают условия освещения. Но есть сорта, в равной степени устойчивые и неустойчивые в разных экологогеографических зонах. У устойчивых сортов Лютесценс 62, Цезиум 111, например, конус нарастания и темп роста всходов происходят быстро в разных условиях освещения и температуры. У неустойчивого сорта Гордиеформе 189, наоборот, начальные этапы онтогенеза замедлены как на севере, так и на юге.

В отношении влияния растительных ядов, ограничивающего возможность нападения многих видов насекомых, указывалось, например, на атропин белладонны, на которой питаются лишь немногие виды. Очевидно, у таких насекомых выработался и специфический обмен веществ. Листоед *Epithrix atropae* Foudr., в частности, на других растениях не питается.

Свою специфическую фауну насекомых имеют крестоцветные растения, в соке которых содержатся глюко-

зиды. Согласно Гагену (Фридерикс, 1932), древесина деревьев *Tectona grandis* и *Sideroxylon* не повреждается термитами из-за содержащихся в ней алкалоидов.

Обширные экспериментальные материалы и наблюдения имеются о защитном действии фитонцидов (в большинстве случаев это эфирные масла), которые в значительной мере относятся и к насекомым (Токин и др.). Здесь имеется полная аналогия в биологическом значении с антибиотическими веществами, выделяемыми многими низшими растениями. Согласно опытам Одесского сельскохозяйственного института смешанные посевы вики и растений, обладающих резко выраженными фитонцидными свойствами, — чеснока, лука, конопли и др. меньше страдали от акациевой огневки (*Etiella zinckenella* Tr.), чем чистые посевы вики. Меньше страдали от насекомых также посадки капусты с помидорами и огурцами, бахчевых с коноплей и т. д. (Фуга, 1960).

В последнее время доказана связь устойчивости некоторых сортов растений по отношению к повреждению сосущими насекомыми с осмотическим давлением клеточного сока этих растений (Соколов и Соколов, 1952; Яхонтов, 1956). Если осмотическое давление клеточного сока растения заметно превышает осмотическое давление полостной жидкости вредителя, растение почти не подвергается его нападению.

Насекомые должны также приспособляться и к защитным реакциям растений. С одной стороны, они избирают для повреждения менее защищенные растения, например, сорта с меньшим осмотическим давлением клеточного сока, с другой, — как уже упоминалось, у них может видоизменяться характер метаболизма. У некоторых насекомых известны даже специальные органы для освобождения организма от поглощаемых при питании на растениях вредных веществ. Таковы осметерии гусениц некоторых видов *Papilionidae*, питающихся на растениях, содержащих эфирные масла и алкалоиды. Очевидно, такова же роль осметерий жуков из рода *Malachius* F. Осметерии — вилообразно раздвоенные железы, выворачивающиеся под влиянием кровяного давления, у папилионид они выдвигаются между головой и первым сегментом груди сверху, у

*Malachius* F. по бокам переднегруди и среднегруди (рис. 68).

Осметериям часто приписывается отпугивающее воздействие на паразитов и хищников, но они при этом поглощают из крови и испаряют через свою поверхность во внешнюю среду ядовитые вещества. Вегенер (1923) подчеркивает, что у гусениц *Papilionidae*, не питающихся ядовитыми растениями, эта железа слабо развита.

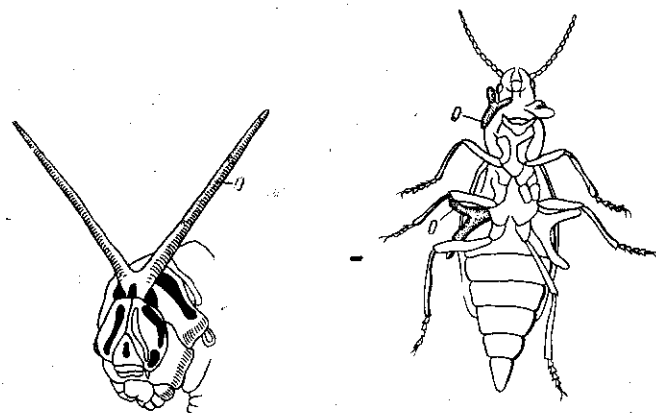


Рис. 68. Осметерии гусеницы *Papilio machaon* L. (слева) и жука *Malachius bipustulatus*, L. (по Берлезе и Клеменцевичу):  
о — осметерии

Хорошо известно защищающее от хищников действие обильного едкого секрета мешковидных кожных желез личинок жуков листоедов (*Chrysomelidae*), питающихся на ивовых. Эти железы выделяют салициловую кислоту, которая вредна для организма, и поэтому их возникновение может рассматриваться так же как приспособление для питания на листьях ивовых деревьев (тополей, ив).

У гусениц листоверток (*Tortricidae*), питающихся на растениях, содержащих танин, в частности у зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.), в бокаловидных клетках средней кишки обнаружен танин в связанном состоянии, в виде кристаллов. Если же гусеницы эти кормятся на растениях, не содержащих в своем соке танина, такие кристаллы отсутствуют.

Очень велика полезная для растений роль насекомых в качестве переносчиков пыльцы для перекрестного опыления. Многие растения другим путем даже не могут опыляться и остаются бесплодными. Пыльца яблони, например, в силу своей влажности, даже при сильном ветре не переносится далее нескольких сантиметров и, как правило, не может попасть в другой цветок без помощи насекомого. Такие растения получили название энтомофильных. Полная и частичная энтомофилия стала возможной лишь благодаря взаимным приспособлениям со стороны растений и насекомых в процессе их эволюции. Так возникли нектарообразование растений и аромат цветков, привлекающие насекомых-опылителей; так возникли строение цветков, удобное для опыления-насекомыми, и лепестки цветков,

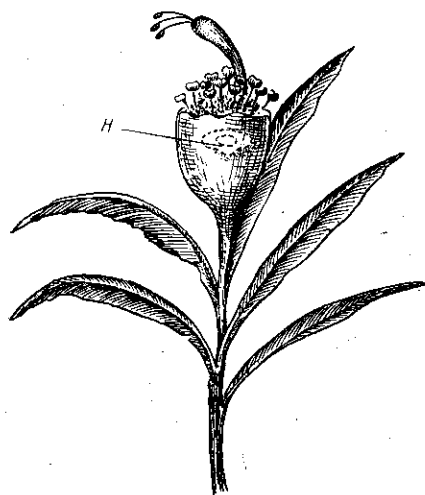


Рис. 69. Часть соцветия и прилегающих листьев *Euphorbia pulcherrima* Willd. (ориг.):  
н — нектарник

*gima* Willd., встречающегося в СССР только в оранжерейной и комнатной культуре. Цветки этого растения лишены лепестков, но листья близ соцветий имеют яркую красно-фиолетовую окраску. Комплекс мужских цветков и женский цветок заключены в общую оболоч-

крашенные в цвета, видимые насекомыми. Этим объясняется и почти полное отсутствие красной (без примеси фиолетового) окраски цветков в нашей флоре. Специальные исследования показали (Фриш, 1955, Чернышев, 1959 и др.), что все изученные насекомые, кроме бабочек рода *Pieris* L., *Epinephele jurtina* L. и осы *Peudovespa rufa* L., почти или совершенно не воспринимают красный цвет.

На рис. 69 изображена часть соцветия мексиканского растения *Euphorbia pulcherrima*

ку, сбоку которой расположен нектарник. Здесь бросается в глаза специфическая приспособленность к энтомофильному опылению. Насекомое, привлеченное окраской верхних листьев и запахом нектара, чтобы достать этот нектар, вынуждено садиться на верх оболочки, из которой выступают цветки. Не менее выразительна приспособленность строения цветков у орхидных (Orchidaceae), губоцветных (Labiatae) (рис. 70), мотыльковых (Papilionaceae) и других энтомофильных растений.

У насекомых, в связи с их питанием нектаром и сбором пыльцы, возникло соответствующее устройство хоботка, а у специфических опылителей (группа пчелиных — *Apoidea*) и специфическое строение задних ног; очевидно, в связи с опылительной деятельностью стоят и органы чувств (зрение, обоняние) и т. д.

Несмотря на очевидную взаимосвязанность эволюции насекомых и опыляемых ими цветковых растений, взаимные приспособления их все же относительны и несовершенны, поскольку в каждой группе цветковых растений и в каждой группе опыляющих их насекомых существовали периоды, когда они имели независимое существование, т. е. или насекомые были связаны с другими растениями, или последние с другими группами насекомых. Так, например, пчелы рода *Macropis* Pz. встречаются лишь в местах, где есть вербейник (*Lysimachia*), но ареал пчел значительно уже ареала вербейника. Появление и начальная эволюция вербейника много древнее, чем у пчел названного рода (Попов, 1958).

Наиболее хорошо изучена опылительная деятель-

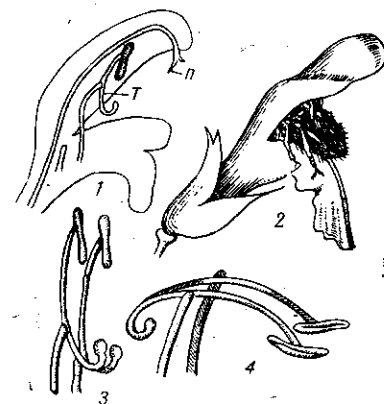


Рис. 70. Цветок шалфея (по Тимирязеву):

1 — в разрезе, 2 — цветок с проникшим в него шмелем, 3 — положение пыльников до посещения насекомым, 4 — пыльники опустились под давлением шмеля на нижнюю губу венчика цветка; т — тычинка, л — пестик

ность домашней пчелы (*Apis mellifera* L.) и по этому вопросу имеется обширная пчеловодческая литература. В настоящее время крупные садоводческие хозяйства организуют специальные опылительные пасеки, поскольку опыт показал, что урожай плодовых деревьев при этом сильно возрастает. Работа автора по изучению роли диких опылителей яблони в Узбекистане (Яхонтов, 1946) показала, что без искусственного пчелоопыления могут с успехом использоваться лишь небольшие садовые участки, с близко находящимися гнездами диких пчел или наличием ряда других, второстепенных в смысле опыления насекомых, способных переносить пыльцу яблони с цветка на цветок. Даже такие цветковые растения, как, например, хлопчатник, которые способны к самоопылению, в значительной мере посещаются опылителями, и роль последних в опылении весьма значительна (Яхонтов, 1936, 1937).

Классическим примером опылительной роли насекомых в жизни растений является завоз красного клевера в Австралию, где не удавалось получить семян этого растения до тех пор, пока в Австралию не были завезены шмели (*Bombidae*). Из этого примера видно также, что взаимное приспособление растений и насекомых может предусматривать определенные их виды или группы. Одни цветки (садовая ночная красавица) открываются только ночью и опыляются некоторыми видами насекомых, активных в ночное время, другие (одуванчики) на ночь, наоборот, закрываются и нектар выделяют только днем. У растений, опыляемых бабочками (*Lepidoptera*), нектар находится обычно в глубоких чашечках цветков и не доступен для большинства других насекомых. Растения из семейства губоцветных и бобовых приспособлены преимущественно к опылению перепончатокрылыми насекомыми (*Hymenoptera*).

Чрезвычайно своеобразные взаимоотношения известны у юкки (*Jussia filamentosa*) и опыляющей ее цветки юкковой моли (*Pronuba juccasella* Riley.), а также у инжира и его специфического опылителя — хальцида blastофаги (*Blastophaga psenes* L.). Для обеспечения перекрестного опыления растение теряет даже часть своих генеративных образований.

Самка юкковой моли при помощи шупалец соби-

рает с тычинок юкки влажную пыльцу, затем откладывает внутрь пестика другого цветка яйцо и укладывает на рыльце пестика принесенную ею пыльцу. Некоторые из образующихся завязей в дальнейшем уничтожаются гусеницей моли, но без моли юкка семян не производит. Подобные же отношения, хотя и менее детально изученные, отмечены и у других видов юкк юго-запада США и Мексики с другими видами юкковых молей того же рода. Каждый вид моли способен опылять только определенный вид юкки. Юкки цветут не каждый год, поэтому их опылители способны к очень длительной диапаузе (в стадии куколки).

Дикий инжир, а также некоторые сорта культурного инжира, не способны к самоопылению и без blastофаги семян не образуют. У них различают две категории деревьев — каприфиги и фиги. Первые не плодоносят и развивают мужские и короткопестиковые женские цветки; цветки фиг длиннопестиковые. Blastофага развивается внутри коротких пестиков на каприфигах, превращая их в галлы. Бескрылые самцы в полном цветоложе оплодотворяют крылатых самок, которые, покидая цветоложе, бывают обильно опудрены пылью инжира. Затем они проникают к цветкам фиг и обеспечивают их опыление, но яйца в длиннопестиковые цветки из-за короткого яйцеклада они отложить не могут. Осенние соцветия инжира имеются только на каприфигах, в них происходит зимовка blastофаги. Весной соцветия развиваются преимущественно на каприфигах, где откладываются яйца перезимовавшим поколением опылителя, летом же преобладают цветки на фигах.

Имеется много и таких видов растений, цветки которых доступны для опыления весьма разнообразными насекомыми. Опыление может произойти конечно лишь в том случае, если насекомое будет переносить на теле пыльцу в другой цветок того же вида растения. Некоторые насекомые, однако, будучи привлечены нектаром и напитавшись, в другие цветки не стремятся; при таких условиях насекомое приносит растению уже не пользу, а вред.

Насекомых, не способных к опылению посещаемых ими цветков (большинство муравьев — *Formicidae* или некоторые жуки, например *Bruchidae*, *Dermostidae* и др.), называют д и с т р о п н ы м и. Насекомых, не имею-

щих специфического поведения, необходимого для опыления цветков, но иногда переносящих на себе пыльцу из цветка в цветок, например, многих мух (Diptera) или ос (Vespidae), относят к аллотропным. Специфических опылителей цветов, таких, как бабочки бражники (Sphingidae) или большинство пчелиных насекомых (Apoidea), называют евтропными.

Естественно, что евтропные насекомые имеют для растений наибольшее значение в качестве опылителей. Адаптивные признаки у растений могут все же возникать и по отношению к аллотропным насекомым — такие цветки имеют нектар и пыльцу в верхних их частях, например *Euphorbia*. А у некоторых растений (*Agum*) создались цветки-ловушки, задерживающие аллотропных насекомых (мух) до тех пор, пока опыление не будет обеспечено.

Конечно, по отношению к дистропным насекомым у растений могут образовываться защитные приспособления. К ним относят, например, густые сплетения волосков в венчиках цветков растений родов *Mepuanthes* и *Thymus* и кольца из волосков, задерживающие муравьев у *Lamium* и *Stachys*. К защите нектара цветков от некоторых дистропных насекомых в большой мере могут относиться и вышеупомянутые клеевые кольца на стеблях растений.

На примере евтропных и отчасти аллотропных насекомых мы видим взаимно полезное сожительство их в биосеннозах с растениями. Еще более тесные симбиотические отношения отмечены между некоторыми насекомыми и населяющими их кишечник дрожжевыми грибами и бактериями (Вернер, 1927; Хиц, 1927 и др.).

Такие грибы и бактерии живут и размножаются за счет пищевых масс, а иногда и за счет клеточного сока насекомых, не принося им даже в последнем случае сколько-нибудь ощутительного вреда. Эти грибы и бактерии выделяют ферменты, необходимые для усвоения некоторых частей пищи насекомых (например, крови высших животных и человека у кровососущих видов, клетчатки, сахаров). Подобные симбионты выявлены у вшей (Parasita), комаров (Culicidae), некоторых тлей (Aphidodea), кокцид (Coccodea), личинок бронзовки *Potosia metallica* Hbst. и др. У черного таракана (*Blatta orientalis* L.) имеются скопления симбионтов и

в жировом теле. Эти скопления получили название мицетом.

Полезные для растений и насекомых связи устанавливаются тогда, когда они обеспечивают более широкое расселение видов. В прошлой главе уже говорилось, что некоторые виды грибов даже «культивируются» термитами (Isoptera). Семена и споры растений несомненно расселяют многие насекомые, особенно муравьи (Formicidae). Сеноед *Lachesilla un-sui* Danks. распространяет споры гриба *Nigrospora gossypii* Jacz (Цой Ун-су, 1951); жуки заболонники (Scolitinae) разносят споры и мицелий гриба *Graphium ulmi* Schw. — возбудителя голландской болезни вязов и т. д. Разнос семян и спор на поверхности тела животных носит название эктозоохории. Разнос синантропными и насекомыми — домашней мухой (*Musca domestica* L.) и другими — болезнетворных бактерий хорошо изучен в медицинской энтомологии.

С другой стороны, и растения помогают расселению насекомых. В опавшей осенью листве деревьев залегает на зимовку многие насекомые. Уносимые ветром листья могут переносить на себе и находящихся на них насекомых. Так, в системе карантинных мероприятий, препятствующих расселению червеца комстока (*Pseudococcus comstocki* Kiw.) в новые места в Узбекистане, Таджикистане и Грузии, одно из важных мест занимает уничтожение опавших с деревьев листьев.

Распространяются с семенами, например, многие жуки зерновки (Bruchidae), в том числе серьезные вредители сельского хозяйства — гороховая (*Bruchus pisorum* L.) и фасоловая (*Acanthoscelides obtectus* Say.) зерновки, некоторые долгоносики (Curculionidae), в том числе амбарные вредители — рисовый (*Calandra oryzae* L.) и амбарный (*C. granaria* L.) долгоносики. Расселяются в летучках семян тау-сагыза заколонированные личинки таусагызной галлицы (*Perrisia tausaghyzae* Domb.) в Казахстане (Правдин) и многие другие насекомые.

Подробно говорить о роли растений в качестве убежища (укрытия) для насекомых от хищников и неблагоприятных погодных условий, видимо, нет необходимости. О зимовке насекомых под опавшей листвой деревьев, где насекомые лучше сохраняются от морозов,

говорилось раньше. Насекомые могут зимовать и в других растительных остатках (соломе и т. д.), под чешуйками коры деревьев и т. д. Во время дождя многие насекомые находятся с нижней стороны листьев, где они могут пребывать и во время благоприятной погоды, будучи в состоянии покоя. Это, очевидно, помогает им избежать нападения летающих над растениями паразитов и хищников. Во время жаркого периода суток, с нижней стороны листьев хлопчатника, например, можно видеть укрывшимися многих насекомых, не имеющих пищевых связей с этим растением. При повышенной температуре личинки азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) и мароккской кобылки (*Docostaurus maroccanus* Thnb.) забираются в тень растений и т. д.

Связи насекомых с растениями, таким образом, очень многообразны. Эти связи часто определяют группировки видов и распределение популяций в биотопах (см. главы 3 и 5). Численность насекомых в биоценозах в значительной мере определяется также этими связями, равно как и численность растений, в свою очередь, может в большой степени определяться вредной и полезной для них деятельностью насекомых. В общих чертах обилие пригодных для питания того или иного насекомого растений является фактом, благоприятным для роста численности этого насекомого и, наоборот, обилие насекомого фитофага может угнетать численность растений. Эти противоречивые отношения между растениями и насекомыми фитофагами — одна из причин, обуславливающих колебания численности как тех, так и других.

Во вторичных биотопах иногда может даже происходить почти полное искоренение отдельных видов растений насекомыми на больших площадях. По высказыванию Голлоуэй<sup>1</sup>, уже проводилась успешная борьба с сорняком *Hypocisum perforatum* L. при помощи питающихся на нем насекомых во всех районах Калифорнии, а, по утверждению Смиса<sup>1</sup>, специально завезенные насекомые фитофаги подавляют размножение сорняка *Eupatorium adenophorum* Spreng. на больших территориях на Гавайских островах; те же результаты были получены на острове Гонолулу (Фаллауэй)<sup>1</sup> при помощи насекомых в отношении портящего пастбища кактуса *Opuntia megacantha*.

<sup>1</sup> Из выступлений на X Международном энтомологическом конгрессе, состоявшемся в 1956 г. в Канаде.

## Глава II

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ МЕЖДУ СОБОЙ И С ДРУГИМИ ЖИВОТНЫМИ

*Мутуализм, симбиоз, комменсализм, паразитизм и сверхпаразитизм, хищничество, «рабовладельчество», «конкуренция». Адаптивные черты строения, физиологических процессов, поведения и развития, обеспечивающие совместное существование компонентов биоценоза. Происхождение различных сторон взаимоотношений насекомых между собой и с другими животными.*

Связи насекомых с другими животными не менее многообразны, чем связи их с растениями, причем косвенным образом эти отношения зависят и от связей с растениями (см. главу 10). Если насекомые фитофаги становятся многочисленнее, то это должно создать более благоприятные условия для энтомофагов, питающихся за счет этих фитофагов. Если грибные организмы приводят к гибели большое количество энтомофагов, это создает благоприятные условия для тех насекомых, за счет которых эти энтомофаги питаются.

Взаимоотношения насекомых между собой и с другими животными биоценоза можно подразделить на следующие группы.

**Симбиоз (м у т у а л и з м)** — обоюдно полезное сожительство разных видов животных. Примером симбиотических отношений между насекомыми может служить питание муравьев *Formica cinerea* Mayr. сахаристыми выделениями гусениц бабочки голубянки *Lycaena argus* L. и защита ими гусениц от хищников и паразитов; перед окукливанием гусеницы голубянки даже зарываются в муравейник. Подобные же отношения наблюдаются между многими видами муравьев и тлей. Иссле-

дования Бенгса (1958) показали, что колонии бобовой тли (*Aphis fabae* Scop.) без посещения их муравьями *Lasius niger* L. нарастают в среднем на 33% медленнее, при посещении же колоний тлей муравьи ускоряли их рост на 70%. Муравьи подлизывают сахаристые экскременты тлей и защищают их от врагов, а иногда переносят тлей на новые растения. По наблюдениям Бенгса, метаболизм тлей, за которыми «ухаживают» муравьи, изменяется таким образом, что они способны дольше оставаться на тех же побегах растений. Муравьи используют также сахаристые выделения личинок медяниц (Psyllidae) и некоторых червецов (Coccodea), по-видимому, защищая их, как и тлей, от паразитов и хищников. Бескрылые тли, червецы и личинки псиллид малоподвижны, очистка муравьями мест их обитания от экскрементов, очевидно, для них также полезна.

В полости пищеварительной системы насекомых обнаружены симбиотические простейшие животные (Protozoa). Так, например, в кишечнике термитов (Isoptera) обитают жгутиконосцы семейства Нугермастигиды, которые выделяют ферменты для переваривания термитами растительной клетчатки. Эти жгутиконосцы живут за счет содержимого кишечника термитов. В данном случае совместное существование обоих организмов не только взаимно полезно, но и взаимно необходимо.

Синойкией называют сожительство, полезное для одного из видов животных и не имеющее значения для другого. Так, например, описано много видов насекомых и других беспозвоночных, укрывающихся в муравейниках и гнездах термитов. Первые получили название мирмекофилов, вторые — термитофилов. Несомненно, в этих местах они более защищены от врагов, а также и от неблагоприятных метеорологических условий. Муравьи и термиты не трогают их сожителей, так как они для них безвредны.

Поскольку биология мирмекофилов и термитофилов пока еще изучена слабо, можно предположить, что в некоторых случаях биологические связи здесь относятся не к синойкии, а к симбиозу, а иногда и к паразитизму.

Известны случаи укрытия ногохвосток (Collembola) в холодное время года в шерсти грызунов. Эту форму

синойкии акад. Е. Н. Павловский (1961) назвал терио-термофилией.

Среди некоторых мелких животных распространен способ расселения в новые места на теле других, более крупных и быстродвигающихся животных, в том числе насекомых. Такой способ расселения называется форезией. В тех случаях, когда форезия не связана с паразитизмом, она представляет собой типичный пример синойкии. Так, например, мучные клещи семейства Tyroglyphidae обладают очень ограниченной способностью к активному расселению, но они используют для расселения насекомых (и отчасти других животных — мышей, крыс), прицепляясь к их телу при помощи щетинок и присосок.

В качестве примера синойкии можно привести также обитание в прямой кишке многих насекомых нематод семейства Охуриды, питающихся за счет формирующих экскрементов насекомых и не приносящих вреда.

Комменсализмом (или «нахлебничеством») называется такая форма сожительства, при которой один вид живет за счет пищевых запасов другого, не принося в свою очередь пользы. Иногда комменсализм проявляется в качестве более или менее случайного явления и почти совершенно неощутим для партнера, пищевые запасы которого пожираются. Так, например, малайский жук из рода *Xylotrupes* Норе. просверливает ветви деревьев и питается выступающим из поранений соком, причем выступающий сок привлекает также мух (Muscidae) и некоторых других насекомых, которые его поедают совместно с *Xylotrupes*.

В других случаях пожирание пищи комменсалом носит постоянный для вида характер, приносит явный вред партнеру и граничит с паразитизмом. Так, например, личинки жуков маек (род *Meloe* L.) живут в ячейках пчел (Apoidea), поедая цветочную пыльцу и мед, запасенные пчелами для своих личинок и личинки пчел из-за недостатка пищи обречены на гибель. Маек заносит в свои гнезда взрослые пчелы в фазе личинок первого возраста. Когда пчелы посещают цветки, личинки маек прицепляются к волоскам на их теле и отцепляются уже в ячейке пчелы. В данном случае наблюдается явление форезии, связанное уже не с синойкией,

как в вышеприведенных примерах, а с комменсализмом.

Подобные же случаи комменсализма наблюдаются у пчел блестянок (*Chrysidae*), пчел-кукушек (из родов *Nomada* F., *Melecta* Latr. и др.) и у мутиллид (*Mutillidae*), живущих в личиночном состоянии в гнездах различных видов пчел за счет их пищевых запасов, но в данном случае форезия отсутствует и яйца комменсалов непосредственно откладываются в гнезда пчел.

Паразитизм характеризуется питанием одного вида организмов за счет тканей тела или переваренной пищи другого, называемого хозяином первого, причем хозяин сразу не погибает в результате нападения паразита. Так как при хищничестве также происходит питание одних видов животных тканями тела других, имея в виду облигатных паразитов, акад. Е. Н. Павловский (1946) оттеняет также значение плотоядного способа питания как специфического для вида, причем от хищников паразиты отличаются многократностью питания. Специфичность питания отличает паразитизм от так называемого ложного паразитизма, при котором лишь редко и случайно отмечается питание за счет другого организма. Так, например, личинки падальной мухи (*Lucilia caesar* L.) были обнаружены на омертвевших тканях в ранах человека, а личинки серой мясной мухи (*Sarcophaga carnaria* L.) — в кишечнике людей. Сапрофитные личинки мух *Muscina stabulans* Flln. и *M. pascuorum* Mgn. были обнаружены паразитически живущими за счет гусениц бабочки монашенки (*Lymanthria monacha* L.). Это случаи ложного и случайного паразитизма.

Ранее были предложены и некоторые другие, менее удачные критерии паразитизма. Некоторые авторы указывали, что для паразитов характерно использование лишь одного экземпляра хозяина, в отличие от хищничества, при котором поедается большое количество жертв. Рабо (1928) считал характерным для паразитизма постоянный контакт с хозяином. Очевидно, эти биологические особенности встречаются не у всех паразитов и не подходят, например, для кровососущих двукрылых (*Culicidae*, *Tabanidae*, *Phlebotomus*, *Stomoxys*, *Simuliidae* и многих др.).

Паразитизм чрезвычайно широко распространен в жизни насекомых. Паразитами насекомых, кроме упомянутых в прошлой главе грибов и бактерий, являются простейшие животные (*Protozoa*), сосальщики (*Trematoda*), круглые черви (*Nemathelminthes*), особенно представители сем. *Mermithidae*, клещи (*Acarina*) и насекомые. Почти каждый вид насекомых и его каждая фаза подвергаются нападению паразитов. Большинство насекомых могут быть хозяевами нескольких видов паразитов. У озимого червя (*Agrotis segetum* Schiff.), например, известен 71 вид паразитов, у листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) — 36 видов (Яхонтов, 1934, 1953), у гессенской мухи (*Mayetiola destructor* Say.) — 46 видов (Бей-Биенко и др., 1955) и т. д.

Насекомые паразитируют на многих других животных, в частности на мокрицах (*Isopoda*), паукообразных (*Arachnoidea*), своих собратьях-насекомых, птицах, млекопитающих — и на человеке.

Паразитизм свойствен представителям самых различных отрядов насекомых. Отдельные семейства, группы семейств и даже отряды насекомых сформированы полностью паразитическими видами, например, семейства *Ichneumonidae*, *Braconidae*, *Aphidiidae*, *Evanthidae* из перепончатокрылых (*Hymenoptera*), *Larvivoridae*, *Phasiidae*, *Tabanidae*, *Oestridae*, *Heleidae*, *Culicidae* среди двукрылых (*Diptera* и др.). В группе семейств *Chalcidoidea* лишь немногие виды не являются паразитами. Целиком состоят из паразитов отряды пухоедов (*Mallophaga*), вшей (*Parasita*), веерокрылых (*Strepsiptera*), блох (*Aphaniptera*).

Паразитизм бывает факультативным и облигатным. Для факультативных паразитов возможно существование и в отсутствии хозяина. Так, например, личинки мух семейства *Phoridae* чаще являются некрофагами, но многие из них могут также жить паразитно на насекомых, принадлежащих к самым разным отрядам (Бэр, 1920). Факультативный паразитизм, в отличие от ложного и случайного паразитизма для вида — явление не редкое, но и не обязательное. Конечно, между ложным, случайным и факультативным паразитизмом четкие грани отсутствуют, как отсутствуют они и между факультативным паразитизмом и некоторыми случаями



комменсализма. Такие комменсалы, как личинки маек (*Meloe* sp. sp.), иногда съедают не только запасы пищи в ячейке пчелы, но начинают питаться и самой личинкой пчелы. Все это примеры полифагии, эврибионтности некоторых видов насекомых в отношении питания.

При облигатном паразитизме другой способ питания отсутствует, но следует иметь в виду, что у насекомых паразитический образ жизни нередко свойствен лишь некоторым, а не всем, фазам развития. Например, перепончатокрылые насекомые семейств Braconidae, Ichneumonidae, Euclyptidae, группы Chalcidodea (называемые обычно наездниками) или мухи семейств Phasiidae, Larvivoridae паразитируют лишь в личиночный период развития; блохи (Aphaniptera), комары (Culicidae) паразитируют только во взрослом состоянии.

У некоторых взрослых насекомых, например, комаров (Culicidae), паразитический образ жизни ведут не оба пола, а только самки.

Паразиты, питающиеся за счет своего хозяина снаружи его тела, называются эктопаразитами, или наружными паразитами, таковы, например, кровососущие комары (Culicidae), постельный клоп (*Cimex lectularius* L.), блохи (Aphaniptera), вши (Parasita), личинки некоторых перепончатокрылых (особенно из семейств группы Chalcidodea и Braconidae) и некоторых двукрылых насекомых (Diptera).

Паразиты, живущие внутри тела хозяина, называются эндопаразитами, или внутренними паразитами. Примерами внутренних паразитов могут служить личинки желудочных оводов лошадей (*Gastrophilus* Leach.) и многие другие двукрылые (Diptera) и перепончатокрылые (Hymenoptera) насекомые, паразитирующие в основном внутри тела насекомых.

Различают паразитов временных и стационарных. Временные паразиты, как, например, комары, москиты (*Phlebotomus* Rd.), слепни (Tabanidae), постельный клоп, находятся на своем хозяине только в период питания, все они принадлежат к эктопаразитам. Стационарные паразиты обитают снаружи или внутри тела хозяина длительное время или всю жизнь. К стационарным паразитам из эктопаразитов относятся, например, вши (Parasita), пухоеды (Mallophaga), боль-

шинство видов блох (Aphaniptera), некоторые виды наездников (особенно семейства Braconidae) и группы семейств Chalcidodea и все эндопаразиты.

Стационарных паразитов, всю свою жизнь не покидающих хозяина, таких, как пухоеды (Mallophaga) или вши (Parasita), называют также постоянными паразитами.

Особую категорию паразитизма представляют насекомые, питающиеся в личиночной стадии пауками или насекомыми, которые предварительно были парализованы взрослыми формами. Такие биотические связи могут иллюстрировать одиночные осы рода *Odynerus* Latr., или рода *Eumenes* Latr., парализующие укусом жала в нервные узлы гусениц бабочек и заготавливающие их для корма своих личинок (Фабр, 1904 и др.), одиночные осы рода *Sceliphron* Kl. парализуют и заготавливают для той же цели пауков.

Паразитические насекомые могут иметь на себе, в свою очередь, своих паразитов, которые называются паразитами второго порядка, или сверхпаразитами. Паразиты второго порядка могут опять-таки иметь своих паразитов, называемых паразитами третьего порядка, или сверхпаразитами второго порядка, как об этом с соответствующими примерами уже говорилось в главе 3, когда шла речь о цепях питания. Напомним также сказанное ранее о том, что наездники полифаги могут в зависимости от различных условий оказаться как первичными, так и вторичными паразитами.

Правило пирамиды чисел препятствует появлению паразитов очень большого порядка. В литературе было высказано даже сомнение о наличии насекомых, всегда являющихся паразитами третьего порядка (Унесбек, 1927), и утверждение, что они являются редкостью (Штельваг, 1921). Следует все же признать, что такие паразиты имеются, например наездник *Asecodes albitarsis* Först, развивающийся на многоядном паразите второго порядка *Dibrachys boucheanus* Ratz., но вопрос о паразитизме высших порядков пока очень мало исследован в связи со сложностью биотических отношений в длинных цепях питания. В цепи питания, состоящей больше, чем из четырех звеньев, включаются, как правило, кроме паразитов, также хищники. У паразитов из других групп

животных, живущих за счет насекомых, пока не было отмечено паразитизма второго и высшего порядков.

Простейшие (Protozoa) — в основном стационарные эндопаразиты, поражающие различные органы насекомых. Из простейших на насекомых паразитируют:

а) жгутиковые (Mastigophora), в том числе на мухах це-це (*Glossina palpalis* Rob.-Desv. и *G. morsitans* Westw.) возбудители тяжелого заболевания людей — сонной болезни *Trypanosoma gambiense*, *T. rhodesiense* и *T. brucei* и на москитах рода *Phlebotomus* Rd. — возбудители кожного заболевания людей *Leishmania tropica* и тяжелого внутреннего заболевания человека «кала-азар» — *L. donovani*;

б) саркодовые (Sarcodina), в числе их амеба *Volkampia mellifica* Prell., вызывающая поражение мальпигиевых сосудов у домашних пчел (*Apis mellifera* L.), и амеба *Malameba locustae* Tayl., паразитирующая на вредных саранчовых рода *Melanoplus* Stal.;

в) споровики (Sporozoa), особенно гregarины (Gregarinidae), например, *Lankesteria culicis* Ross., паразитирующая в кишечнике и мальпигиевых сосудах комаров *Aedes aegypti* L. и *A. albopictus* Skuse., *Gregarina blattarum* Sieb., паразитирующая в кишечнике различных видов тараканов (Blattodea), *G. cuneata* Stein., поражающая кишечник мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) и паразит амбарных вредителей — южной амбарной огневки (*Plodia interpunctella* Hb.) и мельничной огневки (*Ephestia kuehniella* Zell.) — *Mattesia dispersa* Nav.;

кокцидии (Coccidia), например, многие виды рода *Adelina* — на различных насекомых, в их числе паразит платяной моли (*Tineola biselliella* Humm.) — *A. mesnii* Per.;

гемоспоридии (Haemosporidia), среди них на комарах рода *Anopheles* Mgn. — виды плазмодиевых *Plasmodium vivax* G. et F., *P. malariae*, *P. phalciptarum*, имеющие промежуточным хозяином человека и вызывающие у него заболевание малярией, на комарах рода *Culex* L. — возбудители куриной малярии *P. praecox*, *P. cathemerium* Har., *P. relictum* G. et F., на мошках *Simulium venustum* Say — *Leucocytozoon simondi* Metz., — промежуточным хозяином которой являются домашние и дикие утки;

микроспоридии (Microsporidia), среди них *Nosema bombycis* Naeg. — возбудитель чрезвычайно опасного заболевания гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) — пембины и *N. apis* Zand., вызывающая массовую гибель личинок пчел от заболевания, называемого гнильцом; много среди микроспоридий также опасных заболеваний вредных для сельского хозяйства насекомых, в том числе *Perezia pyraustae* Pail., вызывающая иногда массовую гибель стеблевого кукурузного мотылька (*Pyrausta nubilalis* Hb.), а гавайский вид микроспоридий *P. mesnii* Tan., паразитирующий на гусеницах бабочек белянок (Pieridae), по утверждению Вейзера<sup>1</sup>, даже перспективен для практического использования при биологическом методе борьбы с вредными белянками;

г) ресничные инфузории (Ciliata), например, виды рода *Glaucocoma* на личинках комаров родов *Culiseta* Felt. и *Aedes* Mgn., или инфузория *Lambornella stegomyiae* Keil. на личинках комара *Aedes scutellaris* Walk. (Штейнгауз, 1950, 1952).

Из сосальщиков (Trematoda), являющихся внутренними паразитами, в личинках и имаго водяных жуков *Ilibius fuliginosus* F. и *Dytiscus marginalis* L. обнаружены представители семейства Plagiorchiidae (в стадии церкарий); в личинках, куколках и имаго поденки *Ephemera vulgata* L., стрекоз *Agrion virgo* L., *Cordulia aenea* L., *Aeschna* sp. и др. найдены метацеркарии *Prosthogonimus* sp., в муравьях — *Dicrocoelium lanceatum* Stil. et Hassl. (Здун, 1957).

Нематоды (Nematoda) также являются в основном внутренними стационарными паразитами, но живут чаще за счет насекомых лишь в личиночном состоянии. Наиболее специализированные паразиты насекомых принадлежат к видам семейства Mermithidae и обнаружены в теле очень многих, самых различных насекомых. Известны среди паразитов насекомых и нематоды других семейств. Так, например, *Neoaplectana glaseri* Steiner (сем. Stenonematidae) паразитирует на личинках японского жука (*Popillia japonica* Newm.), жука *Anomala orientalis* Wth. и некоторых других жуков; нематоды *Tetradonema plicans* Cobb. и *Aproctonema entomophagum*

<sup>1</sup> Из выступлений на X энтомологическом конгрессе, состоявшемся в 1956 г. в Канаде.

Keil. (сем. Tetradonematidae) — на имаго, куколках и личинках *Sciaria coprophila* Lint.; нематода *Sphaerularia bombi* (сем. Anguillulidae) паразитирует на шмелях (Bombyidae).

Клещи (Acarina) в подавляющем большинстве — эктопаразиты, живущие на теле насекомых, или все время, как, например, пузатый клещ (*Pediculoides ventricosus* Newp.), паразитирующий на самых различных насекомых, или только в стадии личинки, как, например, красный клещ (*Acharolophus ingotus* Oudms.), паразитирующий на прусике (*Calliptamus italicus* L.) или другие клещи красотелки (Trombidiidae), поражающие многих насекомых. Известен среди клещей и внутренний паразит — *Acarapis woodi* Repp., проникающий в трахеи домашней пчелы (*Apis mellifera* L.) через дыхальца первого грудного сегмента.

Среди видов клещей, живущих на разлагающихся органических материалах, по-видимому, не редки случаи факультативного паразитизма на насекомых.

Действие паразита на хозяина очень различно в связи с особенностями биологии как паразита, так и хозяина, и в связи с сопутствующими условиями среды обитания тех и других. Это действие обуславливается влиянием самого паразита и во многих случаях переносом при помощи него возбудителей различных заболеваний хозяина.

Паразитизм насекомых и других животных на насекомых в некоторых случаях ведет лишь к сравнительно незначительному ослаблению хозяина, не сказывающемуся сколько-нибудь заметно на его жизни. Не ощущается, например, влияние паразитирующих в теле комаров (Culicidae), малярийных плазмодиев (*Plasmodium* sp. sp.) различных видов или на москитах (*Phlebotomus* sp. sp.) от паразитизма лейшманий (*Leishmanis* sp. sp.). Не отмечен заметный вред от паразитизма личинок клещей красотелок (Trombidiidae) на саранчовых (Acridodea).

Во многих случаях существенный вред паразитов отмечается лишь при их большом количестве. Сосание крови домашнего скота или человека единичными комарами (Culicidae), если при этом не переносится возбудителей заболеваний, существенно не отзывается на жизни хозяина.

В других случаях паразиты совершенно или почти полностью подавляют важнейшие жизненные функции хозяина. У перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) известно, например, явление паразитической кастрации — бесплодия, вызываемого паразитизмом круглых червей семейства Mermithidae. Подобный же результат вызывает поражение одиночных пчел (чаще из рода *Andrena* F.) и некоторых Homoptera паразитирующими в их личинках веерокрылыми насекомыми (Strepsiptera). При этом половая система взрослых самок оказывается редуцированной; у пчел, кроме того, недоразвиваются на ногах приспособления для сбора пыльцы. Поскольку наиболее часто поражение производится паразитами из рода *Stylops* Kirby, это явление получило название стилопизации, а пораженных насекомых называют стилопизированными. У общественных перепончатокрылых, также подвергающихся паразитизму со стороны *Stylops*, стилопизации не наблюдалось.

Паразитизм насекомых на других насекомых кончается чаще всего гибелью хозяина, а поэтому от численности паразитов в значительной мере зависит и численность хозяев. Наездник Симонова (*Habrobracon simonovi* Kok.), паразитирующий в Средней Азии и Закавказье на хлопковом коробочном черве (*Chloridea obsoleta* F.), губит иногда до 90% вредителя. В 1943 г. во многих местах Узбекистана и Киргизии была установлена стопроцентная зараженность яиц вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.), наездниками-яйцедами, что повело почти к полному прекращению ее вредоносности. Жуки нарывники (род *Myllabris* F.), жуки шпанки (род *Epicauta* Redt.) и мухи жужала (сем. Bombyliidae), живущие за счет яиц саранчовых (Acridodea), в некоторые годы ликвидируют вред от них почти полностью. Наездники из семейства Aphididae и группы Chalcidodea губят в отдельные сезоны во многих местах свыше 90% тлей на полях, в садах и огородах. В Хорезме муха тахина *Cnephalia hebes* Fall. подавила в 1930 г. массовое размножение озимого червя (*Agrotis segetum* Schiff.).

Подобные примеры в литературе многочисленны. Большое влияние паразитов и хищников на численность насекомых повело, как известно, к развитию биологи-

ческих методов борьбы с вредителями сельского хозяйства. Были предложены особые формулы, уравнения и схемы для определения численности вредных видов под влиянием местных и завезенных энтомофагов, о чем подробно будет сказано в главе 15, специально посвященной колебаниям численности насекомых.

Внешняя среда нередко оказывает неодинаковое воздействие на паразита и хозяина. Укажем в качестве примера, что понижение температуры с 18 до 13°С вызывает задержку в развитии свекловичной мухи (*Pegomyia hyoscyami* Panz.) на 10 дней, а ее паразита *Opius fulvicollis* Thoms. — на 34 дня (Штельваг, 1921; Мейер, 1937). Неодинаковое действие температуры на скорость развития установлено также для мельничной огневки (*Ephestia kühniella* Zell.) и ее паразитов *Nemeritis canescens* Grav. и *Microbracon hebetor* Say., на *Trialeurodes vaporariorum* Westw. и его паразита *Encarsia formosa* Gahan.

Как показали исследования в Канаде (Барнет, 1960), запятовидная щитовка (*Lepidosaphes ulmi* L.) в значительном количестве истребляется паразитом *Aphidius mytilaspis* L. и хищным клещом *Hemisarcoptes malus* Shim. При падениях температуры зимой до —27°—29°С, обычных в прибрежных районах Нью Брунсвика, смертность паразита выше смертности клеща, но из-за быстрого развития паразита он все же играет заметную роль в численности щитовки. В центральных районах Нью Брунсвика температура зимой бывает еще ниже, поэтому здесь численность щитовки регулируется в основном клещом и в несравненно меньшей степени паразитом. В Новой Шотландии, при ее мягких зимах, хозяино-паразитные отношения иные, чем в Нью Брунсвике. Наблюдения в оранжереях показали, что при температуре 27°С паразит *Encarsia formosa* Gahan. быстро подавляет численность белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westw., при 24°С резкое снижение происходит лишь в течение 120 дней, а при 18°С численность популяций белокрылки нарастает быстрее, чем популяций паразита. Температура не только может в разной степени влиять на развитие паразита и хозяина, но и на их расселение по территории. В оранжереях и белокрылка, и ее паразит — оба уходят из более прогреваемых участков в более прохладные, но на окончательное переселение бело-

крылки требовалось в опытах всего 24 ч, тогда как паразиту *E. formosa* Gahan. — 72 ч. Температура может, таким образом, влиять на разобщение хозяина и паразита.

Температурный порог развития капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) выше на 4—5°С, чем у ее паразита *Apanteles glomeratus* L. Фотопериодическая реакция гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и ее паразита *A. glomeratus* L., развивающихся при температуре 15 и 25—26°С, резко различна. Белянка при 15°С развивается без диапаузы, тогда как до 60% особей паразита при этой температуре, даже в условиях 20-часового светового дня, впадает в диапаузу. Действие продолжительности дня на белянку при 25—26°С очень мало отличается от такового при 15°С, тогда как апантелес при этой температуре диапаузы не имеет (Масленникова, 1958) (рис. 71). Резко различна реакция на температуру и фотопериодизм у куколок белянок *P. brassicae* L., *P. napi* L. и *P. rapae* L. и их паразита *Pteromalus puparum* L. (Гейспиз и Кяо, 1953).

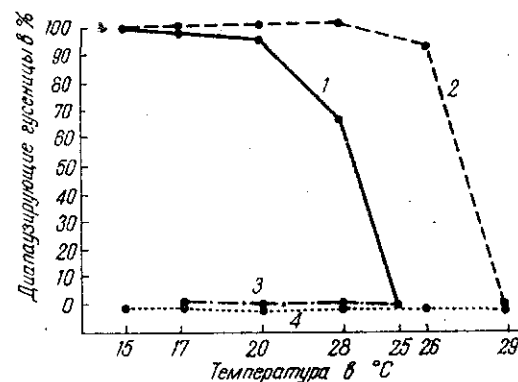


Рис. 71. Влияние температурных условий на диапаузу капустной белянки и на ее паразита *Apanteles glomeratus* L. (по Масленниковой):

1 — на паразита, 2 — белянку при 12-часовом освещении, 3 — паразита, 4 — белянку при круглосуточном освещении.

Разнородность влияния паразитов на численность их хозяев усугубляется тем, что иногда на один и тот же экземпляр хозяина нападет несколько видов пара-

зитов, но завершить нормальное развитие успевает лишь один из них, другие же погибают. Так, например, если гусеница златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.) поражается тахиной *Zygobothria nudicola* Town. и наездником *Meteorus versicolor* Wesm., то личинка тахины погибает в теле хозяина (Тимберлейк, 1912) или при заражении гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) тахиной *Sturmia scutellata* R. D. и другими паразитами развивается только тахина. Заражение одного хозяина несколькими видами паразитов предложено называть суперпаразитизмом, или копаразитизмом (Хевиланд, 1921).

По наблюдениям Фридерикса на Мадагаскаре, одиночная оса *Eumenes maxillosus* De G. парализует и приносит в свои гнезда различных гусениц, причем почти все эти гусеницы оказываются зараженными наездниками, которые в гнездах осы полностью погибают. Таким образом, паразит оказывает даже благотворное влияние на численность видов, за счет которых он паразитирует.

Но если паразиты оказывают большое влияние на насекомых хозяев, то, в свою очередь, и численность паразитов находится в зависимости от численности и густоты населения хозяев. Как правило, нарастание численности хозяев влечет за собой и нарастание численности паразитов. Бывают и такие случаи, когда подавившие массовое размножение хозяина паразиты из-за недостатка хозяина вымирают. Особенно это относится к паразитам монофагам, например, при использовании в садоводстве паразита кровяной яблоневой тли (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) *Aphelinus mali* Hald.

Недостаток хозяев ведет иногда к избыточному их заражению паразитами, а это резко отрицательно сказывается на жизнеспособности последних, а иногда и приводит к их гибели. Так, например, Томпсон (1922) отмечает нежизнеспособность мух вида, близкого к *Euphorocera claripennis* Macq., воспитавшихся на чрезмерно зараженных пилильщиках (*Tenthredinidae*). При изучении экологии тахины *Ernestia concobrina* Mgn. автор (Яхонтов, 1928) отмечал в Ленинградской области случаи перезаражения гусениц капустной совки (*Barathra brassicae* L.) и гусениц нескольких видов

рода *Pona* Hb., причем в большинстве случаев воспитывалась только одна тахина, другие же личинки паразита в теле гусеницы погибали.

При переносе паразитическими насекомыми возбудителей болезней они оказывают косвенное влияние на жизнеспособность и численность их хозяев, которое почти всегда значительнее прямого влияния самих паразитов. Изложенное в предыдущей главе учение акад. Е. Н. Павловского об очаговости трансмиссивных заболеваний в такой же мере относится к протозойным заболеваниям, переносимых насекомыми, как и к бактериальным, и характеризует существующие сложные хозяинопаразитические отношения.

Очень большое значение как для прямого, так и для косвенного влияния паразитов на хозяина и хозяина на паразита имеет физиологическое состояние тех и других. Бывает большая и меньшая жизнеспособность паразита, большая или меньшая сопротивляемость организма хозяина, в зависимости от наследственных свойств и комплекса условий внешней среды. Так, например, не все люди одинаково восприимчивы к малярии и не одинаково тяжело переносят заболевание.

Паразит хлопкового коробочного червя (*Chloridea obsoleta* F.) *Habrobracon simonovi* Koz. без питания откладывает меньшее число яиц и, следовательно, меньше будет влиять на численность червя, чем при питании соками хозяина. Последнее же ему не всегда удается при большой подвижности хозяина (Васенкова).

Многие паразитические двукрылые семейств Larvivoridae, Phasiidae, а также паразитические перепончатокрылые (группа Chalcidoidea, семейства Ichneumonidae, Braconidae) в период созревания половых продуктов и яйцекладки питаются нектаром цветков. При недостатке такого питания их жизнеспособность снижается. Шапиро (1957) в связи с этим отмечает, что наличие кустарниковых опушек и подлеска в местах размножения непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) повышает эффективность его паразитов. Согласно опытам этого автора, на деятельность паразитов непарного шелкопряда большое влияние оказывает степень густоты насаждений, на которых питается шелкопряд. В сильно разреженных насаждениях тахина *Phorocera silvestris* R. D., на-

пример, поражала 14% гусениц, а в густых насаждениях — 50—60%.

Жизненность паразитов и их хозяев при близко родственных скрещиваниях резко снижается (Яхонтов, 1958).

Хищничество отличается от паразитизма в основном тем, что жертва сразу погибает от нападающего на нее хищника. В некоторых случаях отличить хищник это насекомое или паразит, довольно трудно. Так, например, кровососущие двукрылые семейства *Heleidae* являются несомненными паразитами млекопитающих животных, но они иногда пьют также кровь насекомых, причем последние при этом нередко погибают.

Хищные насекомые встречаются во многих отрядах насекомых. Даже среди такой типично растительноядной группы, как *Lepidoptera*, известно свыше 60 видов, гусеницы которых — хищники (Яхонтов, 1938, 1956). Некоторые семейства и даже отряды насекомых представлены полностью или почти полностью хищными видами. Таково, например, семейство *Reduviidae* в отряде *Hemiptera*, семейства муравьиных львов (*Myrmeleonidae*) и золотоглазок (*Chrysopidae*) в отряде *Neuroptera*, семейства скакунов (*Cicindelidae*) и большинство жуков (*Carabidae*) в отряде *Coleoptera*, или семейство ктырей (*Asilidae*) в отряде *Diptera*. А в семействе *Coccinellidae* лишь роды *Bularea* Muls., *Cyanegetis* Redt., *Subcoccinella* Hüb., *Thea* Muls., состоящие из единичных видов и *Epilachna* Redt., не являются хищниками. Все виды отрядов стрекоз (*Odonata*), богомолов (*Mantodea*), скорпионниц (*Mecoptera*) ведут хищный образ жизни.

Большинство хищных насекомых — полифаги и олигофаги, но встречаются и одноядные виды, например, у личинок комарика *Arthrocnodax tetranychi* Kieff. и у трипса *Scolothrips acariphagus* Yakh., пока не отмечалось другой пищи, кроме паутинного клеща *Tetranychus telarius* L. Олигофагами являются многие жуки кокцинеллиды (*Coccinellidae*), одни виды которых истребляют кокцид (*Coccidea*), другие — тлей (*Aphidodea*); к олигофагам относятся жуки краснотел (*Calosoma sycophanta* L.), уничтожающая гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) и некоторых других во-

лосатых гусениц, муравьиные львы (*Myrmeleonidae*), уничтожающие различных муравьев (*Formicidae*) и т. д.

Широкой многоядностью отличаются многие скакуны (*Cicindelidae*), жуки (*Carabidae*), мухи ктыри (*Asilidae*) и др.

Хищные насекомые обычно не нападают на представителей своего вида, однако некоторые при известных условиях (особенно в случае недостатка пищи) пожирают и их. Такое явление получило название каннибализма. Многие жуки кокцинеллиды (*Coccinellidae*), например, при недостатке пищи поедают отложенные ими яйца; каннибализм отмечен у муравьев (*Formicidae*) (Эшерих, 1906). Очень обычен каннибализм у хищных личинок комаров подсемейства *Chaoborinae* и особенно в роде *Cryophila* (Мончадский, 1959). Иногда каннибализм наблюдается не только у хищных насекомых, но и у растительноядных, как, например, у коровочного червя (*Chloridea obsoleta* F.), озимого червя (*Agrotis segetum* Schiff.) или у малого мучного хрущака (*Tribolium confusum* Duv.).

Встречаются среди насекомых и факультативные, случайные хищники. Некоторые ухвертки (*Dermaptera*), например, *Oreasobia fedtschenkoi* Sauss., питающиеся преимущественно растительной пищей, иногда пожирают червей и насекомых; кузнечики длиннохвостый (*Tettigonia caudata* Chapr.) и бледнолобый (*Decticus albifrons* F.), хотя и питаются в основном листьями, цветками и плодами различных растений, но наряду с этим охотно поедают и животную пищу, выедавая у различных насекомых наиболее сочные части.

Хищники, истребляющие насекомых, принадлежат к различным группам животных, преимущественно же это пауки (*Aranei*), сенокосцы (*Opiliones*), фаланги (*Solifuga*), насекомые, земноводные, рептилии, птицы и млекопитающие.

Паук каракут (*Lathrodectes tredecimguttatus* Rossi) и фаланги питаются преимущественно саранчовыми насекомыми (*Acridodea*). Большинство же паукообразных не делает предпочтения каким-либо группам насекомых, поедая всех тех, которые попадают в их сети.

Многие земноводные в имагинальном состоянии питаются преимущественно насекомыми; таковы, в частности, жабы и лягушки.

Из пресмыкающихся насекомоядны почти все ящерицы.

Из птиц истребителями насекомых являются ласточки, соловьи, трясогузки, скворцы, синицы и др.

Туркестанская трясогузка (*Motacilla alba personata* Gould.), по нашим наблюдениям и наблюдениям Симонина, в ранневесенний период — очень важный истребитель личинок листового люцернового слоника (*Phytomus variabilis* Hbst.) (Яхонтов, 1934). Энергично истребляет саранчовых насекомых (Acridodea) в весенний период розовый скворец (*Pastor roseus* L.); козодой (*Caprimulgus europaeus* L.) питается в основном ночными жуками и бабочками; личинок и куколок ос (*Vespidae*) в массе истребляет осоед (*Pernis apivorus* L.); птенцы кобчиков (*Erythropus vespertinus* L.) выкармливаются преимущественно прямокрылыми насекомыми (*Orthoptera*) и т. д.

К млекопитающим, которые истребляют насекомых в огромном количестве, принадлежат летучие мыши (*Rhinolophidae*, *Phyllostomidae* и *Vespertilionidae*), ежи (*Erinaceidae*), землеройки (*Soricidae*) и др.

Некоторые насекомые ведут хищный образ жизни только в личиночной фазе развития; таковы, например, двукрылые рода *Leucopis* Mg., многие виды семейства *Syrphidae* или некоторые *Lepidoptera* (совка *Oratocelis communimacula* Hb., огневка *Atrophia combustella* H. S. и др.), для большинства же хищных насекомых этот способ питания характерен и в имагинальной фазе.

Другие хищные животные поедают насекомых в большинстве случаев также во все периоды их активной жизни, но некоторые из них насекомоядны только в определенных возрастах. Земноводные, например, питаются насекомыми лишь в старших личиночных возрастах и в имагинальной стадии; воробьи (*Passer domesticus* L., розовый скворец (*Pastor roseus* L.) уничтожают насекомых преимущественно в период выкармливания птенцов.

Хищничество влияет на численность насекомых не в меньшей степени, чем паразитизм. Известно, например, что жуки кокцинеллиды (*Coccinellidae*) иногда в короткие сроки почти полностью очищают от тлей (*Aphidodea*) или кокцид (*Coccodea*) зараженные в сильной степени растения.

Жук *Rodolia cardinalis* Müls. и его личинки, как правило, полностью подавляют вредную деятельность желобчатого червеца (*Icerya purchasi* Mask.).

Жужелица *Calosoma sycophantha* L. часто очищает древесные насаждения от гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.).

Сотня трясогузок (*Motacilla alba personata* Gould.) весной съедают за день до 6000 личинок листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.). В 1946—1948 гг. в лесах Киевской области насекомоядные птицы уничтожали на 94,3% гусениц и куколок бабочки златогузки (*Nygmia phaeorrhoea* L.) (Федотова, 1950).

В свою очередь, хищные насекомые могут оказывать очень большое влияние на численность других животных, которыми они питаются. Так, например, жучок *Stethorus punctillum* Wse. и его личинки иногда полностью очищают в Средней Азии хлопковые поля от серьезного вредителя — паутинного клеща (*Tetranychus telarius* L.).

Хищники, как и паразиты, оказывая большое влияние на численность различных видов насекомых, косвенно изменяют в биотопах и численные отношения между другими сочленами биоценозов, причем характер этих изменений находится в большой зависимости от различных сочетаний условий внешней среды.

По данным Григорьевой (1950), жужелицы (*Carabidae*) уничтожали проволочных червей (*Elaterridae*) на клеверных полях на 43—60%, на озимых посевах злаков — до 65%, на полях яровых злаков — до 83,5%, а на полях под черным паром оставалось только 8% проволочников. Это связано с большой легкостью передвижения жужелиц в более рыхлых почвах.

Выше было указано, что одиночная оса *Eumenes maxillosus* De G. парализует и приносит в свои гнезда по преимуществу гусениц, зараженных наездниками; очень возможно, что это происходит потому, что зараженные гусеницы менее деятельны и оказывают меньшее сопротивление при нападении. Подобного рода факты уже неоднократно отмечались в литературе и для хищных позвоночных животных. Многие хищные птицы и млекопитающие предпочитают нападать на ослабленные заболеваниями или другими причинами экземпляры животных, например, на ослабленных

грызунов. Косвенным образом, это несомненно, должно отражаться и на насекомых, в первую очередь на насекомых, паразитирующих на истребляемых животных — блохах (*Aphaniptera*), вшах (*Parasita*), пухоедах и власоедах (*Mallophaga*) и др.

Приведенные примеры показывают, что на гибель от хищников оказывает влияние жизнеспособность жертвы. В не меньшей степени должна оказывать влияние и жизнеспособность хищника.

Поскольку жизнеспособность в известной мере является свойством наследственным, истребление хищниками ослабленных экземпляров рассматривается как факт, приносящий истребляемому виду и заметную пользу (Фридерикс, 1937; Наумов, 1955 и др.).

Как правило, если этому не препятствуют какие-либо другие условия среды, на численность хищников оказывает благоприятное влияние высокая численность их жертв. Мы установили, например, на хлопковых полях Ташкентской области почти параллельные кривые нарастания численности кокциnellид (*Coccinellidae*) и уничтожаемых ими тлей (Яхонтов, 1930) (рис. 72),

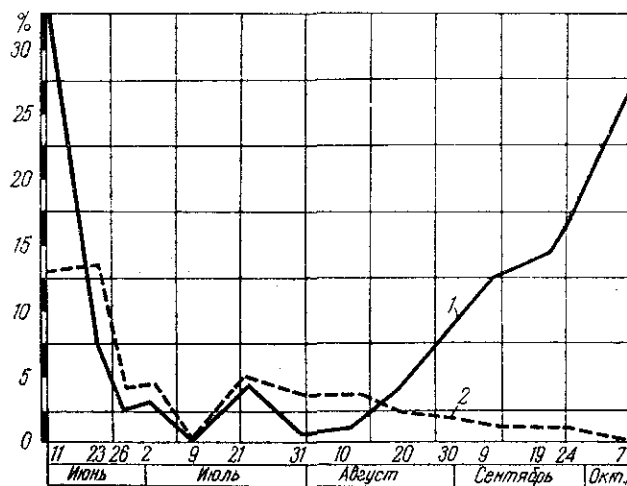


Рис. 72. Динамика зараженности хлопчатника тлями и численности кокциnellид по учетам в окрестностях Ташкента:

1 — зараженность хлопчатника тлями, 2 — численность кокциnellид

причем хищники ушли с полей после их очищения от тлей в летнее время в другие биотопы, где тли были в это время обильны.

Поскольку большинство хищников многоядно, малое количество особей одного вида поедаемых ими животных обычно возмещается особями других видов, которыми они также могут питаться. Обилие или, наоборот, малое количество животных, которыми питаются одноядные хищники, влияет на численность последних в большей мере, чем на хищников многоядных. Среди одноядных хищников и даже хищников олигофагов отмечаются иногда случаи вымирания из-за недостатка пищи. Так, например, Уоллкотт<sup>1</sup> говорил, что жук *Chilocorus cacti* L. на острове Пуэрто Рико, куда он был завезен для борьбы с некоторыми кокцидами, уничтоживши кокцид почти нацело, вымер из-за недостатка пищи; то же произошло с жабой *Bufo marinus* L. после уничтожения ею на сахарном тростнике сильно вредивших ранее насекомым *Phyllophaga portoricensis* Smith. и *P. vandinei* Smith.

Влияние хищников на гибель их жертв в значительной мере зависит от густоты населения тех и других. Малая густота населения поедаемых животных затрудняет нахождение их хищниками. Уоллкотт<sup>1</sup> утверждает, что после гибели *Chilocorus cacti* L. и жаб оставшиеся ничтожные запасы пожирившихся ими вредных насекомых снова постепенно начали размножаться. Очевидно, некоторым особям этих насекомых удалось остаться не обнаруженными хищниками.

С другой стороны, при уменьшении численности насекомых (в тех или иных пределах) по отношению к численности их хищников, процент их гибели должен нарастать. Так, по наблюдениям Шиловой (1952), в Изюмском лесхозе на участках, где было много дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.), куколки ее были уничтожены насекомоядными птицами на 27,6%, на участках же, где численность последней была заметно меньше, — на 53%. В Киевской области в 1946—1948 гг. при обилии насекомоядных птиц в лесах они уничтожили 94,3% гусениц и куколок златогузки (*Nygmia*

<sup>1</sup> Из выступлений на X Международном энтомологическом конгрессе, состоявшемся в 1956 г. в Канаде.



*phaeorrhoea* L.), на открытых же участках, где насекомоядных птиц было значительно меньше, они уничтожили ее гусениц и куколок только на 69,5%.

Потери урожаев от вредных насекомых в садах и на огородах уменьшаются, если поблизости расставляются скворешники, дуплянки или иного рода искусственные приспособления, привлекающие для гнездования насекомоядных птиц.

Все сказанное выше говорит о том, что биотические связи хищников и их жертв оказывают большое влияние на численные соотношения особей различных видов в биоценозах и отчасти на характер размещения насекомых и их хищников в биотопах. Так как весьма подвижные насекомые нередко вынуждены спасаться от хищников, а последние могут их преследовать, то эти связи должны оказывать влияние и на обмен насекомыми между биотопами. Последнее обстоятельство, обуславливая возможность скрещиваний между представителями различных популяций, может сопровождаться повышением жизнеспособности (гетерозисом) у их потомства.

«Рабовладельчество». Такой вид сожительства встречается только среди некоторых видов муравьев (*Formicidae*), которые захватывают личинок и куколок из других муравейников, выращивают из них взрослых рабочих муравьев и увеличивают этим население гнезда. При «рабовладельчестве» происходит некоторое перераспределение особей по территории, а следовательно, и усиление в одном месте, и ослабление в другом того влияния на почву, животных и растительный мир, которые оказывают муравьи того или иного вида. Однако расстояние между гнездами муравьев «победителей» и «ограбленных» муравьев обычно более или менее невелико.

Антропоморфическое название настоящего вида биотических отношений, конечно, ни в коем случае не представляет аналогии с рабовладением в человеческом обществе, хотя бы уже по одному тому, что степень развития нервной системы муравьев и людей несравнима. Захваченные в чужом гнезде особи в большинстве случаев ни по каким признакам поведения не отличаются от особей, воспитавшихся в муравейнике «победителей», и «работают» совместно с коренными

его обитателями. Но муравьи вида *Formica sanguinea* Latr. не допускают к работе вне гнезда захваченных ими *F. rufibarbis* F., а муравей амазонка (*Polyergus rufescens* Latr.) все работы по содержанию муравейника возлагает на муравьев — «рабов» и даже питается лишь с их помощью.

Конкурентными отношениями отдельных видов насекомых между собой и с другими животными называются в тех случаях, когда сходные их потребности к условиям жизни полностью не удовлетворяются. Например, если при питании одинаковой пищей создается ее недостаток, между организмами возникают антагонистические связи.

«Конкуренция» по отношению к особям одного вида не является пока доказанной, по этому вопросу происходит сейчас научная дискуссия и проводится специальная экспериментальная работа; конкуренция бесспорна по отношению к различным видам.

После выхода в свет книги Ч. Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора (1859) внутривидовая конкуренция организмов считалась несомненной и ей приписывалась основная роль в новообразовании видов. Ф. Энгельс в «Диалектике природы» показал, однако, что образование новых видов может объясняться и прямым влиянием среды, без конкуренции, «без всякого мальтузианства ... При этом безразлично, давит ли здесь друг на друга или не давит животное или растительное население...»<sup>1</sup>. «... в области природы нельзя провозглашать только одностороннюю «борьбу»<sup>2</sup>. Быше указывалось, что ослабленные, менее жизнеспособные особи отдельных видов могут подвергаться нападению хищников и паразитов в большей степени, чем особи, обладающие большей жизнеспособностью. В главе 5 были показаны проверенные экспериментально пути новообразования видов насекомых без внутривидовой конкуренции.

Вопрос о возможностях внутривидовой конкуренции, однако, этим отнюдь не исчерпывается. В пассивной форме эта конкуренция кажется весьма логичной и неизбежной, например, при полном объедании листьев

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, М., 1955, стр. 248, 249.

<sup>2</sup> Там же, стр. 249.

растений в периоды массовых размножений насекомых фитофагов или при массовом истреблении хозяина паразитами. Как уже упоминалось, известны даже случаи вымирания паразитов и хищников от недостатка пищи.

Общеизвестны факты полного оголения деревьев от листьев насекомыми, например, гусеницами яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus* Zell.) или непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) в периоды их массового размножения. Конечно, трудно себе представить, что при этом всем гусеницам не хватает пищи в равной мере, что при таких условиях внутривидовые отношения не являются конкурентными, поскольку объедание листьев деревьев все же почти никогда не ведет к полной гибели всей популяции.

Исследования Отмана (1960) показали, что резкое нарастание плотности популяции личинок дынной минирующей мухи (*Liriomyza pictella* Thoms.) создает неблагоприятные условия для ее развития, причем выживают преимущественно личинки, отродившиеся из яиц ранее, т. е. более крупные, в период недостатка полноценной пищи. В результате конкурентных отношений снижается жизнеспособность куколок, уменьшается плодовитость и размеры мух.

Вымирание наиболее слабых (малоактивных) особей популяции доказано также в тщательных исследованиях Уэллингтона (1960) в Канаде в период массового развития коконопряда *Malacosoma pulviale* Dyar., тогда как наиболее подвижные особи успевают переселиться с обеденных ветвей деревьев на новые. Уэллингтон разделил гусениц коконопряда на четыре категории. Гусеницы первой категории легко переселяются в новые места. Гусеницы второй категории также активны, но переползают лишь при наличии паутины, выделенной другими гусеницами. Гусеницы третьей категории продолжают держаться в центре симпедия и вынуждены голодать, среди них наблюдается высокая смертность. Гусеницы четвертой категории отличаются большой медлительностью в передвижениях и редкие из них способны завершить метаморфоз.

Вопрос о конкурентных отношениях в данном случае осложняется тем, что расплозание гусениц первых групп выгодно и для слабых особей популяции, а пле-

тение паутины гусеницами первой категории благоприятно и для второй.

При снижении густоты населения гусениц смертность особей среди популяции снижается.

Изучение колебаний численности популяций короеда *Dendroctonus pseudotsugae* в природной и лабораторной обстановке привело Мак Мюллена и Аткинса (1961) к выводу, что у этого вида возникают конкурентные отношения при наличии больше 4—8 гнезд на 9,3 м<sup>2</sup> коры дерева. В результате конкурентных отношений численность жуков в потомстве снижается.

Автору этих строк приходилось наблюдать также случаи, которые могут быть истолкованы, как активное проявление прямой внутривидовой конкурентной борьбы у насекомых.

В пустынях Каракум и Кызылкум мы не раз видели, как навозные жуки *Scarabaeus sacer* L. в условиях недостатка навоза отбивают друг у друга навозные шары, которые они катят для того, чтобы зарыть их в подходящем месте в песок и в дальнейшем отложить в них яйца. У мух *Nerius fuscus* отмечалась борьба самцов за обладание самками (Олли и соавторы, 1950); то же наблюдалось и у жука геркулеса (*Dynastes hercules*) (Биб., 1947) и жука слона (*Megalosoma elephas*) (Биб., 1944).

Межвидовые конкурентные отношения проявляются в тем более резкой форме, чем более сходны потребности видов в пище, пространстве и иных условиях жизни, между сходными жизненными формами, занимающими общие экологические ниши.

Примерами могут служить вышеуказанные случаи суперпаразитизма или сходные случаи растительноядного питания различных видов.

Интересный пример межвидовой конкуренции можно видеть в работе Ивлева и Синчиловой (1962). Экологический стандарт хвойной волнянки (*Dasychira albedentata* Brem.) и сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetw.) довольно сходен и шелкопряд в зоне светлых хвойных лесов Забайкалья и Приамурья в значительной мере вытесняет волнянку в сосняки. С другой стороны, периоды массового размножения волнянки на 1—2 года опережают резкое нарастание численности шелкопряда, в это время еще не имеется массового

развития энтомофагов (на обоих конкурирующих видах паразитируют одни и те же виды). В период нарастания численности шелкопряда паразиты имеются уже в массе и, таким образом, волнянка тормозит массовое размножение конкурирующего вида. Очень ярко проявляется межвидовая конкуренция у муравьев (Мариковский, 1962). В частности бурый лесной муравей (*Formica fusca* L.), тонкоголовый муравей (*F. exsecta* Nyl.) и черный лазиус (*Lasius niger* L.) всегда вытесняют с занятой ими территории желтого лазиуса (*L. flavus* De Geer.).

На рис. 73 представлены результаты конкуренции в смешанной лабораторной культуре рогатого хрущака (*Gnathocerus cornutus* F.) и кожееда *Trogoderma versicolor* Greutz. Последний вид постепенно совершенно искореняется хрущак (Парк, Грегг и Лутерман, 1941).

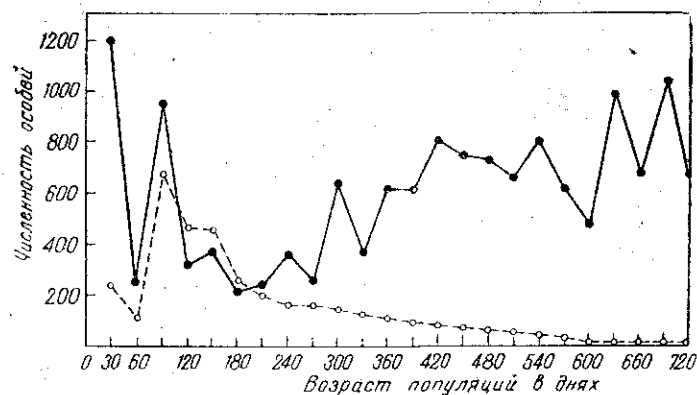


Рис. 73. Подавление кожееда *Trogoderma versicolor* Greutz. рогатым хрущакom (*Gnathocerus cornutus* F.) (по Парку, Греггу и Лутерману)

О влиянии конкурентных отношений на колебания численности насекомых см. также главу 15.

Конкурентные отношения между видами оказывают большое влияние на характер размещения и перемещения насекомых по территории, одни из конкурирующих видов могут даже вытеснять другие на новые, иногда менее благоприятные для их жизни участки.

При интродукции вида в новую местность его «естественные враги» (паразиты, хищники, возбудители заболеваний) и конкуренты могут создать так называемый биотический барьер. Если в новом месте имеются близкие виды, конкуренция обуславливает более мощный барьер, расселение и размножение пришлого вида тормозится в динамическом соответствии с численностью особей конкурирующих видов или интродуцированный вид вымирает. При отсутствии конкурентов, если физико-географические условия это допускают, освоение видом новой территории облегчается. Наличие близких видов, с другой стороны, может и ослаблять биотический барьер, отвлекая паразитических и хищных олигофагов.

Полагают, что в ходе эволюции организмов конкурентные отношения ведут к более узкой пищевой и иной специализации, к расхождению экологических потребностей видов. Узкая специализация питания ведет, как уже упоминалось ранее, и к более полному использованию жизненных ресурсов комплексом видов биоценоза. Однако в случае недостатка пригодной пищи для того или иного вида она препятствовала бы его размножению и в этом случае конкурентные отношения между видами должны, при сохранении многоядности видов, повести к более совершенному распределению их по территории, к перегруппировке биоценозов.

Конкуренция, конечно, должна быть тем более значительной, чем больше плотность популяций конкурирующих видов.

Естественно, что все экологические связи насекомых между собой и с другими животными вызывают различного рода приспособления (коадаптации) к совместному существованию. Эти приспособления выражаются в морфологических и анатомических изменениях, в особенностях физиологического порядка и в поведении.

В указанных примерах симбиоз муравьев с тлями, псиллидами, кокцидами, гусеницей *Lycaena argus* L. обеспечивается особенностями метаболизма и специфическим поведением муравьев, посещающих псиллид, кокцид и колонии тлей, причем муравьи даже иногда щекочут тлей усиками, вызывая тем их усиленную экскрементацию. Гусеница *Lycaena argus* L.

привлекается запахом муравьиной кислоты, что не свойственно большинству насекомых.

В приведенном примере симбиоза термитов со жгутиковыми простейшими, для обеспечения попадания последних в кишечник молодых личинок термитов, у этих личинок выработался совершенно необычный способ питания — они подлизывают экскременты взрослых особей и до этого времени никакой другой пищи не принимают.

Поскольку при синойкии сожителство для одного из партнеров безразлично и полезно только для другого партнера, приспособления в этом случае носят односторонний характер. В качестве примера можно указать, что у клещей семейства Tyroglyphidae, используемых для расселения различных насекомых, между фазами нимфы и дейтонимфы возникла особая гипопиальная фаза (фаза гипопуса).

Гипопусы снабжены присосками, расположенными обычно на особом присасывательном диске снизу брюшка, в его задней части. Кроме того, они имеют в разных местах на поверхности тела крючковатые, зубчатые, заостренные и присасывательные, блюдцеобразно расширенные на конце щетинки. Пищеварительная система и ротовой аппарат у гипопусов редуцированы, и они долгое время могут обходиться без питания, существуя за счет резервных веществ, накопленных в предыдущей нимфальной фазе. Расселение клещей на теле насекомых осуществляется в основном в гипопиальной фазе. При помощи указанных приспособлений гипопусы прикрепляются к телу насекомых (и других животных), когда последние к ним прикасаются, и могут переноситься на далекие расстояния.

В качестве примера приспособительных признаков при комменсализме можно указать на строение личинок первого возраста жуков маек (*Meloe* sp. sp.), переносимых пчелами в свои гнезда на поверхности тела. Форезия и здесь сопровождается наличием специальных органов для лучшего обеспечения переноса пчелой. У личинок маек первого возраста на лапках ног имеется по три коготка (поэтому они и получили название триунгулинов) и крупные, серпообразные, крепко сжимающиеся верхние челюсти.

Триунгулин имеет длинные, направленные в стороны ноги бегательного типа. У него хорошо развиты обонятельные органы (усики) и он привлекается ароматом медоносных растений. Забравшись в цветок, триунгулин ждет прилета пчелы. После линьки в ячейке пчелы на второй возраст личинка майки теряет все адаптивные черты триунгулина, челюсти ее становятся относительно небольшими, слабо хитинизированными, ноги — слабо развитыми, направленными вниз (приспособление к жизни в ячейке пчелы), усики — рудиментарными (рис.74).

Отмечены приспособительные черты и в поведении насекомых-комменсалов и насекомых, за счет пищи которых живут комменсалы. Пчелы (*Apodea*), например, обладающие высоко развитыми инстинктами, отгоняют от своих гнезд замеченных ими ос блестянок (*Chrysididae*) и других комменсалов. Последние же, например осы блестянки или виды рода *Nomada* F. быстро летают или, как виды сем. *Mutillidae*, имеют покровительственную окраску и бескрылость, что облегчает им возможность проникать, «прокрадываясь», в гнезда пчел.

Муравьи (*Formicidae*) и пчелы (*Apidae*), даже убивают проникших к ним в гнезда случайных (не специализированных) комменсалов. Муравьи в местах питания выделениями тлей и псиллид, также отгоняют и иногда уничтожают появляющихся «сотрапезников».

Особенно многочисленны и разнообразны приспособления насекомых при хищничестве и паразитизме, в связи с широким распространением и разнообразием этих биотических связей.

В отношении морфологических приспособительных признаков у паразитов укажем в качестве примеров на

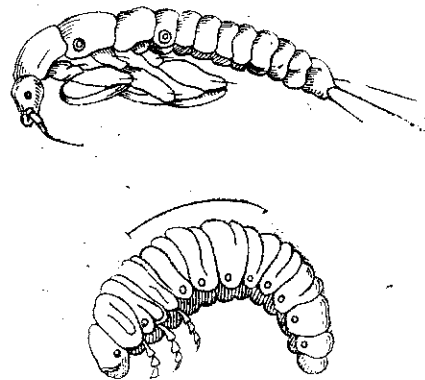


Рис. 74. Триунгулин (вверху) и его личинка второго возраста майки *Meloe variegatus* Donov. (по Брему)

наличие двойного вертлуга (trochanter) на ногах у наездников (Ichneumonidae), что при лучшем обеспечении балансирования помогает им удерживаться на поверхности жертвы при ее поражении. В момент поражения хозяин нередко пытается бежать и различными движениями сбросить с себя паразита, последний же балансирует, крепко удерживаясь на его спине. Эта биологическая особенность и послужила основанием для названия таких паразитов *наездниками*.

Превращение гонапофиз (gonapophyses) самок эндопаразитических насекомых, откладывающих яйца внутрь своей жертвы, в яйцеклад (ovipositor) также, несомнен-

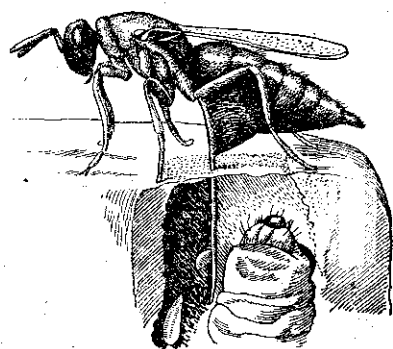


Рис. 75. Паразит *Habrocystus cerealellae* Ashm., прокалывающий зерно пшеницы для откладки яйца в гусеницу зерновой моли (по Фултону)

но, связано с условиями их жизни (рис. 75). Наличие у вшей (Parasita) загнбающего, подобно лезвию перочинного ножа, коготка на лапках позволяет им удерживаться за волоски на теле своего постоянного хозяина. Сильно уплощенная дорзовентрально форма тела вшей и пухоедов (Mallophaga) также дает возможность им легче удерживаться на своем хозяине, а сильно уплощенная в

латеральном направлении форма тела блох (Aphaniptera) обеспечивает передвижение среди шерсти животных хозяев. Сильно уплощенная форма тела постельного клопа (*Cimex lectularius* L.) облегчает ему укрытие в узких щелях. Крылья у насекомых, ведущих постоянный эктопаразитический образ жизни во взрослом состоянии, обычно редуцируются, поскольку они только мешали бы их передвижениям на теле хозяина (как, например, у вшей, блох, некоторых мух сем. Hippoboscidae, пчелиной вши — *Braula coeca* Nitzsch. и др.); в связи со специфическим образом жизни некоторых полужесткокрылых насекомых (Hemiptera), в том числе и постельного клопа, хотя они и яв-



Рис. 76. Бабочки озимая и восклицательная совки среди комочков пшвы (ориг.)

ляются временными, а не стационарными, паразитами, крылья также редуцируются.

Очень своеобразна циклопообразная форма личинок первого возраста у наездников яйцеедов рода *Platygaster* Latr., питающихся внутри полужидкого содержимого яиц некоторых насекомых в начальной стадии их эмбрионального развития. Сильно развитые клешнеобразные церки ухверток (*Dermaptera*) используются для защиты от хищников (они помогают ухверткам также расправлять крылья перед полетом).

Хищные насекомые, как, например, жужелицы (*Carabidae*), скакуны (*Cicindelidae*), личинки муравьиных львов (*Myrmeleonidae*), обладают обычно крупными верхними челюстями.

У богомолов (*Manthodea*), водяных клопов рода *Naucoris* L. для улавливания добычи специфичное строение имеют передние ноги (*pedes raptatorii*), у которых вдоль бедра проходит глубокая выемка. В эту выемку вкладывается голень и в результате получается род щипцов для зажатия пойманной жертвы. У богомолов облегчает удерживание жертвы также ряд зубцов по краю бедер и голеней.

Хищники, гоняющиеся за своей добычей, как, например, жуки жужелицы (*Carabidae*), имеют бегательные ноги или крылья, способные к быстрому полету (например, у мух сем. *Asilidae*). Хищники, питающиеся малоподвижными насекомыми, личинки мух рода *Leucopis* Mgn., личинки мух семейства *Syrphidae*, питающиеся тлями (*Aphidodea*), или личинки комарика *Arthrocnodax tetranychi* Kieff., питающиеся паутиными клещами семейства *Tetranychidae*, в этих особенностях строения не нуждаются и они у них отсутствуют.

В качестве приспособления отчасти к паразитизму со стороны хозяев и, в еще большей мере, для пассивной защиты от хищников и в качестве особенностей, облегчающих паразитам и хищникам нападать на свои жертвы, произошли у насекомых покровительственная окраска, мимикрия и пугающая окраска.

Явление покровительственной (криптической) окраски состоит в том, что насекомые в процессе филогенеза приобрели окраску, сходную с обстановкой, в которой они живут. Богомол *Mantis religiosa* L., обитающий на зеленой листве, имеет зеленый

цвет, это облегчает ему нападение на жертву, а также делает его незаметным для хищников и паразитов, жертвой которых он сам может стать. Сельскохозяйственные вредители — восклицательная совка (*Agrotis exclamationis* L.) и озимая совка (*A. segetum* Schiff.), летающие ночью, а днем укрывающиеся между комочками почвы, имеют землисто-серую окраску, благодаря которой они мало заметны (рис. 76). Гусеницы ильмового ногохвоста (*Exaereta ulmi* Schiff.), живущие на листьях, имеют зеленый цвет, а держащиеся на коре, окрашены под цвет коры.

Покровительственной может быть и форма насекомого. Сходство животных по форме и окраске с окружающими предметами носит название мимикрии. Многие гусеницы пядениц (сем. Geometridae), например, чрезвычайно похожи на сучки и веточки растений, где они обитают. Многие насекомые «подражают» по форме листьям растений, на которых они держатся, например, листовидка *Phyllium siccifolium* L. (рис. 77)

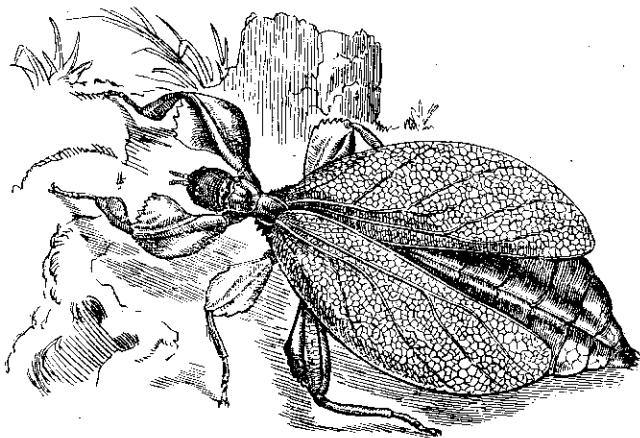


Рис. 77. Листовидка *Phyllium siccifolium* L. (по Брему)

или бабочка шелкопряда *Gastropacha quercifolia* L. (рис. 78). Бабочка петрушечница скрывается на соцветии дикой петрушки (рис. 79). Верхняя поверхность ее крыльев цветная, в покое же она складывает крылья таким образом, что видны только ее нижние крылья, сход-

ные по окраске с соцветиями петрушки. На ветвях деревьев обитает цикадка, очень похожая на шипы растений (рис. 80).

Разновидностью мимикрии является миметизм, который выражается в сходстве по окраске и форме с другими животными, преимущественно другими насекомыми. Средством защиты (в основном от хищников) здесь служит внешнее сходство с более защищенными видами, например, с ядовитыми и жалящими (см. рис. 14, 15, 16). Например, кузнечик во взрослом состоянии напоминает лист растения, а в стадии молодой личинки очень похож на муравья (рис. 81). Многие бабочки стеклянницы (Aegeriidae) очень похожи на ос.



Рис. 78. Шелкопряд *Gastropacha quercifolia* L. (по Уоллесу)

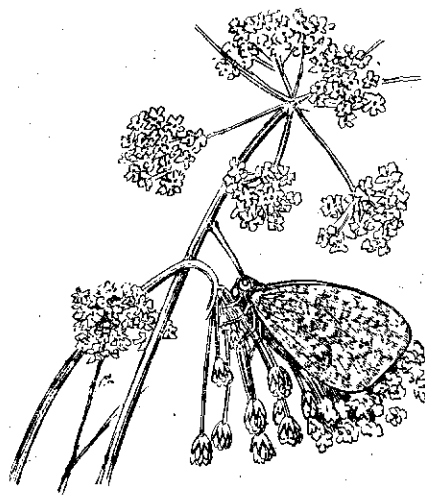


Рис. 79. Бабочка петрушечница на соцветии дикой петрушки (по Уоллесу)

Пугающая (аposeматическая) окраска характеризуется яркими, бросающимися в глаза, крупными глазчатыми пятнами на теле, или яркими полосами. Многие бабочки, например, глазчатый бражник (*Smerinthus ocellatus* L.), имеют окраску верхних крыльев,

сходную с цветом окружающей среды, эти крылья у бабочек в состоянии покоя прикрывают задние крылья, окрашенные в яркие пугающие цвета. Спасаящаяся

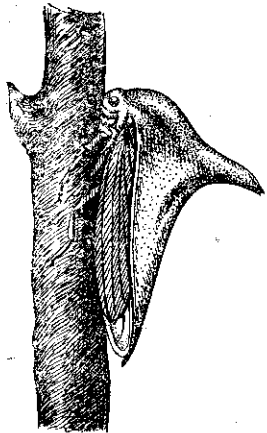


Рис. 80. Цикадка на ветке дерева (по Дофлейну).

от хищника бабочка, готовясь к полету, внезапно обнаруживает первоначально скрытую, яркую пугающую расцветку задних крыльев (рис. 82). Яркая, пятнистая окраска может считаться не пугающей, а предостерегающей в том случае, если насекомое обладает при этом ядовитыми свойствами, как, например, у жуков нарывников (род *Myiabris* Fabr.) или у ос (*Vespidae*).

Примером пассивной маскировки, не затрагивающей основной окраски и формы насекомого, может служить вредитель сафлора—долгоносик *Larinus syriacus* Gyll., вымазанный желтой цветочной пылью, благодаря

чему в цветках сафлора он становится мало заметным. Это характерно и для многих других насекомых, обитающих в цветках растений (Яхонтов, 1953).

Происхождение покровительственной окраски и формы, мимикрии, пугающей окраски (равно как и прочих приспособительных признаков) объясняется (по Дарвину) выживанием наиболее приспособленных особей в борьбе за существование. Особи насекомых с наиболее полезными признаками имеют большие возможности уцелеть от врагов; при закреплении этих признаков наследственностью происходит формирование более приспособленных к внешней среде популяций и видов.

Имеются, однако, и возражения против такого, на первый взгляд единственно возможного, объяснения. Они основаны на том, что паразиты многих насекомых в равной степени распространены у видов с покровительственной окраской и без нее; «подражающие» виды насекомых нередко обитают совсем не в тех местах, где встречается «оригинал», и, следовательно, «подражания» ничего не дает его обладателю.

Многие насекомые, сходные по окраске с какой-либо средой, держатся в другой среде и, следовательно, не пользуются своей покровительственной окраской.

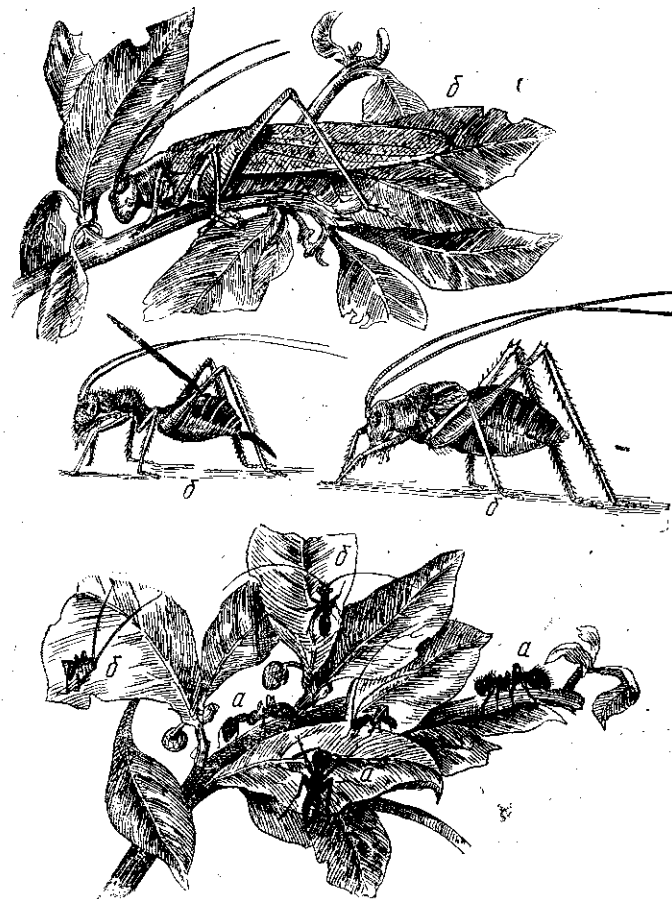


Рис. 81. Муравьи (a) и очень похожие на них личинки кузнечиков (б), сверху взрослый кузнечик (по Дофлейну)

Наконец, по исследованию Юддом 15 тыс. желудков птиц оказалось, что птицы поедают как защищенные покровительственной окраской, так и не защищенные виды насекомых. Зрение птиц иное, более острое, чем у человека, и покровительственная окраска не всегда спасает насекомых от гибели. При этих возражениях упускается из вида взаимность приспособлений паразитов и их хозяев, хищников и их жертв и, вообще,



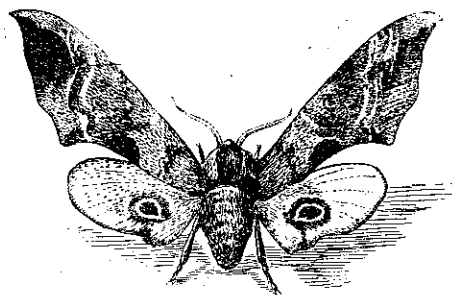


Рис. 82. Взлетающий глазчатый бражник (*Smerinthus ocellatus* L.). (по Вейсману)

«подражающих» видов и в места, где нет «оригинала», которому они подражают и т. д.

Ряд опытов и наблюдений действительно подтверждает защитную роль покровительственной окраски и мимикрии. Желтые богомолы (*Mantodea*), например, в меньшей степени гибнут от хищников среди желтой выгоревшей растительности, чем на зеленой траве (Чеснол, 1904; Беляев, 1942). В опытах Геллера (1928) из 2156 экземпляров насекомых 25% было съедено курами, когда насекомые находились на фоне, соответствующем окраске их тела, и 44% — когда они находились на фоне, не похожем на их окраску. В опытах Айслера 88% саранчовых насекомых (*Acridodea*) было съедено птицами, когда они были помещены в местах, резко отличающихся по окраске от их расцветки, и 40% — когда цвет саранчовых был близок к фону их окружения. У пяденицы *Camptogramma bilineata* L. известны две цветовые вариации: распространенная на светлых известняках — светло-желтая и обитающая на темных скалах и торфяниках Ирландии — темная. Котт (1950) среди 11585 экземпляров насекомых, взятых в 993 желудках древесных лягушек, нашел только 20 экземпляров (т. е. 0,17%), имеющих пугающую окраску.

Интересны результаты экспериментального изучения значения миметизма у ктырей (*Asilidae*), проведенного Л. Бровером, И. Бровер и П. Уэсткотом (1960). Ктыри, очень сходные внешне со шмелями (*Bombidae*), предлагались жабам вместе со шмелями и стрекозами. Жабы

относительность значения любого явления в природе; упускается из вида, что подвижные насекомые не всегда остаются в одном и том же месте, различные абиотические и биотические условия (недостаток пищи, необходимость укрытия от ветра или мороза и т. п.) могут обусловить переход

сначала нападали на всех насекомых без выбора, но вскоре стали избегать шмелей, а стрекоз предпочитали ктырям. Другая группа жаб (контрольная) кормилась только стрекозами и ктырями, в этой группе ктыри уничтожались в значительно большем количестве, чем в опытной.

Ктыри тех видов, с которыми производились опыты, проникают в гнезда шмелей для откладки яиц и личинки их питаются личинками шмелей. Миметизм несомненно облегчает ктырям проникать в гнезда. Такой характер миметизма получил название агрессивной мимикрии.

У многих насекомых экспериментально доказано наличие хроматаксиса — стремления к цвету, сходному с окраской их тела, благодаря чему создается возможность использования этой окраски как покровительственной. Таковы, в частности, богомолы (*Mantodea*), гусеницы и взрослые бабочки многих видов пядениц (*Geometridae*).

Некоторые наблюдения в природе, подтверждающие полезность для насекомых покровительственной окраски, в равной мере могут быть истолкованы и как выбор хищниками или паразитами слабее защищенных окраской насекомых, и как хроматаксис, обеспечивающий лучшую их защиту от естественных врагов. Так, например, из 314 собранных М. М. Беляевым (1947) богомол (*Mantodea*) 77% находились на растениях с окраской, похожей на цвет их тела, и 23% — на растениях иного цвета.

У некоторых животных (у креветок родов *Stapegop*, *Leander* и некоторых других, у многих головоногих моллюсков, некоторых видов лягушек, ящериц, хамелеона, некоторых рыб) изменение окраски может происходить очень быстро при перемене местонахождения. При этом в результате нервных импульсов происходит перегруппировка пигментных зерен в хромофорных клетках кожных покровов таким образом, что животные в новых тонах среды снова приобретают покровительственную окраску. Подобное же явление характерно и для отдельных видов насекомых, в частности для палочника *Carausius morosus* Br.

Паразитизм (особенно эндопаразитизм) и отчасти хищничество обуславливают у насекомых существенные

изменения в строении и функциях также внутренних органов.

У плотоядных видов пищеварительная система по отношению к длине тела укорачивается, по сравнению с пищеварительной системой видов, питающихся растительной пищей, а ферментативная деятельность средней кишки приспособливается к перевариванию животных белков и жиров. У кровососущих насекомых — комаров (Culicidae), блох (Aphaniptera), постельного клопа (*Cimex lectularius* L.) и проч. — слюнные железы вырабатывают вещества, препятствующие свертыванию крови, а некоторые отделы кишечника обладают способностью к большому растяжению.

Средняя кишка личинок некоторых перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera), живущих внутри тела хозяина, на весь период развития, пока жизнь хозяина личинкам необходима, остается разобщенной с задней кишкой.

Наружные дыхательные отверстия у многих эндопаразитных личинок отряда Hymenoptera отсутствуют, и кислород получается из тканей хозяина через кожные покровы (или с поверхности тела, как это наблюдается у личинок семейства Ichneumonidae, или поверхности отдельных его участков, в частности на тонкостенном пузыревидном расширении сзади тела у личинок семейства Braconidae).

Дыхание многих эндопаразитических насекомых может, по-видимому, осуществляться и анаэробно, путем расщепления кислородсодержащих органических соединений, особенно гликогена тканей хозяина.

Очень своеобразно приспособление к обеспечению дыхания у эндопаразитических личинок некоторых видов семейства Larvivoridae, задний конец тела которых с расположенными на нем дыхательными отверстиями (стигмами) включается в стенку трахеи или наружную поверхность кожных покровов хозяина, у насекомых некоторых видов между задним концом тела личинки с расположенными на нем стигмами и поверхностью тела хозяина или стенкой его трахеи из тканей хозяина образуется проводящая воздух трубочка (рис. 83) (Бэр, 1921, Цвейгельт, 1928; Яхонтов, 1927).

Для защиты от паразитов и хищников у насекомых создались специфические секреторные органы. Выделе-

ния этих секреторных желез, служащие для пассивной защиты от врагов, Я. Д. Киршенблат предложил называть аминонами (1957).

У многих гусениц бабочек в гиподерме кожных покровов имеются многочисленные двухклеточные железы, продуцирующие ядовитый или раздражающий секрет, поступающий в полость расположенного на коже, над железой, заостренного или зазубренного легко ломающегося волоска. При схватывании такой гусеницы хищником волосок обламывается, и секрет изливается в тело врага. Работникам по борьбе с вредителями садов в районах распространения серьезного вредителя — бабочки златогузки (*Nygma phaeorrhoea* L.) хорошо известно, что прикосновение к гусеницам этого вредителя вызывает у человека заметный зуд, еще большее раздражающее действие имеют волоски на теле гусениц походного шелкопряда (*Thaumetopoea processionea* L.), связанные с подобными гиподермальными железами. Автор этой книги, прикоснувшись к одной гусенице пока не установленной видовой принадлежности не менее 15 мин испытывал в месте прикосновения сильное жжение (раздражение) кожи. Защитные секреты шейных желез гусениц Notodontidae могут выбрызгиваться на расстоянии до 5 см.

В предыдущей главе упоминалось, что осметерии гусениц некоторых Papilionidae выделяют принятые с пищей ядовитые вещества, но эти вещества не только обеспечивают питание на ядовитых растениях, но также служат и для защиты от естественных врагов, именно поэтому под давлением крови они всегда выворачиваются, когда таких насекомых потревожат.

Защитное отпугивающее значение имеют секреты мешковидных желез многих клопов (Hemiptera), лежащих в заднегруди и отрывающихся протоками у основа-

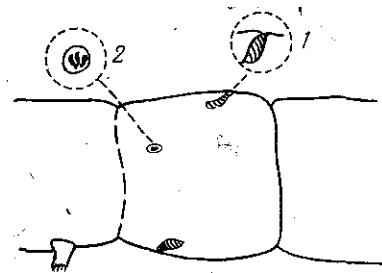


Рис. 83. Положение молодых личинок тахины *Ernestia consobrina* Mgn. в теле гусеницы (ориг.): 1 — форма личинки, 2 — стигматофоры личинки в отверстии на коже гусеницы

ния второй и третьей пары ног. Таких клопов не едят многие насекомоядные птицы и ящерицы. Специфический, отвратительный запах клопов долго удерживается после выделения его клопом и хорошо знаком людям, которые брали в рот плоды или ягоды, на которых ранее находились клопы. Однако то, что отвратительно для человека и многих хищников, очевидно, не неприятно для самих клопов. Полагают даже, что секрет этих желез используется ими также для привлечения себе подобных. Секреты желез, выделяющих вещества для привлечения других особей того же вида и особенно другого пола, предложено называть эпагонами (Киришенблат, 1957, 1958). Выделения клопов можно отнести не только к аминам, но и к эпагонам.

Подобное же значение имеют пахучие железы черных тараканов (*Blatta orientalis* L.), находящиеся в кожных покровах тергитов брюшка, секрет их через тонкие протоки в кутикуле выделяется на поверхность тела, многих мелких насекомых этот секрет не только отпугивает, но даже убивает.

Пахучие, отталкивающие секреты выделяют также гроздевидные и трубчатые анальные железы, снабженные резервуаром, имеющиеся у некоторых жуков чернотелок (Tenebrionidae) и жужелиц (Carabidae) в прямой кишке близ анального отверстия.

Пара ядовитых трубчатых желез ос (Vespidae), сколий (Scoliidae) и пчел (Apodea), расположенных в конце брюшка и открывающихся у основания жала, также пример желез защитного назначения; каждый из секретов этих желез в отдельности не ядовит, но смесь их ядовита.

По терминологии Киришенблата (1957), секреты желез, служащие для активной защиты и нападения (преимущественно для парализации или умерщвления), принадлежат к прогаптонам, в отличие от аминов, служащих для отпугивания врагов.

Кровь некоторых насекомых (жуков сем. Meloidae Cantharididae, Coccinellidae, бабочек рода *Ophthalmus* и др.) ядовита. Такие насекомые могут подвергаться нападению хищников только со специализированным метаболизмом (например, стрепеты способны поедать жуков нарывников, воробьи — кокцинеллид, кантаридиды пожираются некоторыми птицами). У кокцинеллид *Bru-*

*mus octosignatus* Gebl. и *Semiadalia undecimnotata* Schneid., например, при их изучении было обнаружено очень незначительное число естественных врагов (Яхонтов, 1950).

Из ядовитых веществ в крови насекомых наиболее часто содержится кантаридин. На коже мышей кантаридин вызывает десквамационный дерматит, у человека он вызывает волдыри, напоминающие ожоги. Еще более сильное защитное средство — педерин — вещество, выделяемое жуками *Paederus fuscipes* Curt. (сем. Staphylinidae). У мышей он вызывает потерю шерсти, у человека — некрозы без волдырей (Паван и Бо, 1952). Известно раздражающее действие на людей и теплокровных животных муравьиной кислоты, продуцируемой муравьями.

В последнее время выявлено, что мандибулярные железы муравьев выделяют секреты, служащие для сигнализации населению муравейников об опасности (Браун, 1959; Бутенанд, Линцен и Линдауер, 1959). Исследование этого секрета показало, что он состоит преимущественно из альдегида лимонной кислоты.

До некоторой степени могут иметь защитное значение от паразитов и хищников также воскоотделение и лакоотделение некоторых тлей (Aphidodea) и кокцид (Coccodea). Так, например, обычные многоядные хищники тлей кокцинеллиды *Coccinella septempunctata* L., *Adonia variegata* Goeze. и многие другие избегают нападать на защищенную обильными восковыми выделениями кровяную яблоневую тлю (*Eriosoma lanigerum* Hausm.).

Примером желез, секрет которых создает механическую защиту насекомых, кроме воскоотделительных и лакоотделительных, могут служить также шелкоотделительные железы, из выделения которых плетется кокон для куколок или паутинные гнезда для гусениц, очень распространенные у многих Lepidoptera, а отчасти и у других насекомых: у пилильщиков (Tenthredinidae) для кокона, у эмбий (Embiodea) для паутинного гнезда и т. д. В большинстве случаев эти железы имеют трубчатое строение и расположены в передней части тела, но у эмбий паутинка продуцируется внутри первого членика лапок передних ног. Некоторые насекомые для механической защиты куколок используют в качестве материала для коконов выделения мальпигиевых сосудов,

таковы личинки жуков долгоносиков рода *Phytonomus* Schonch., личинки жужелиц рода *Lebia* Latr., жуков стафилинид из группы *Aleocharini*, муравьиных львов (*Megapleopidae*), златоглазок (*Chrysopidae*). Внутреннюю поверхность коконов покрывает выделениями мальпигиевых сосудов кольчатый шелкопряд (*Malacosoma neustria* L.), ивовая волнянка (*Stilpnotia salicis* L.) и некоторые другие гусеницы.

Слюноподобная масса, затрудняющая нападение паразитов и хищников на личинок цикад пенниц (из сем. *Cercopidae*), также состоит из выделений мальпигиевых сосудов.

У некоторых насекомых вырабатывается иммунитет по отношению к их паразитам. Ван Бургст (1919) отмечает, что во многих случаях наездники не могут заразить своего хозяина. Н. Ф. Мейер (1926) обнаружил, что у некоторых гусениц капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.) кровяные клетки, которые принимают обычно за фагоциты (Мейер, 1925; Бёзе, 1936) или за недифференцированные мезенхиматозные элементы (Ларченко, 1933), окружают яйца и личинок наездника *Angitia rapae* Meyer., равно как у некоторых гусениц репной белянки (*Pieris rapae* L.) они окружают яйца и личинок наездников *Angitia rapae* Meyer. и *Apanteles glomeratus* L., в результате чего паразиты погибают, а гусеницы завершают развитие.

Гусеницы репной белянки губят таким образом 40% попадающих в их тело яиц и отродившихся из них молодых личинок *A. glomeratus* L. (по данным Т. С. Моисеевой, 1957 — от 25 до 38%, причем степень иммунности гусениц с возрастом увеличивается) и 27% — *A. rapae* Meyer. Г. А. Виктор (1958) установил образование капсул из таких клеток вокруг яиц и молодых личинок наездника *Limneria fuscicollis* Thoms. в теле гусениц бобовой огневки (*Etiella zinkenella* Tr.), причем в Камышине в 1953 г. в гусеницах второго поколения смертность наездника составляла 29,4%.

В Британской Колумбии в 1957 г. было отмечено, что около 20% личинок галлицы *Contarinia pseudotsugae* Condg. содержали инкапсулированные яйца паразитов, тогда как близко родственные виды галлиц *C. constricta* Condg., *C. cuniculator* Condg., также живущие на иголках, были лишены такой защитной способности. К на-

стоящему времени подобный иммунитет выявлен уже по отношению ко многим видам наездников у значительного числа насекомых.

Иммунитет насекомых по отношению к паразитам может вызываться и специфическими гуморальными факторами (Мюлдру, 1953).

Иммунитет насекомых к паразитам в некоторых случаях находится в зависимости от кормового растения хозяина. Например, калифорнийская щитовка (*Aonidiella aurantii* Mase.) на citrusовых поражается хальцидами *Habrolepis rousi* Comp. и *Comperiella bifasciata* How., но на саговой пальме по отношению к этим паразитам она иммунна (Фландерс, 1942).

Яйца яйцееда *Ageniaspis fuscicollis* Dalm., которые оказываются отложенными не в зародыш яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus* Zell.), а в желток ее яйца, погибают и рассасываются.

Приспособительные особенности поведения насекомых, связанные с паразитизмом и хищничеством, очень многочисленны и разнообразны.

Гусеницы мешечниц (сем. *Psychidae*) и личинки ручейников (*Trichoptera*) живут в чехликах, построенных ими из растительных частиц, песчинок, мелких камешков и т. п., что создает им как механическую защиту, так и маскировку, увеличивающую шансы избежать нападения паразитов и хищников; часто эта маскировка усиливается покровительственной окраской используемых для чехликов материалов.

Упомянутый выше хромотаксис может быть отнесен также к адаптивным чертам поведения насекомых.

Довольно широко распространено среди насекомых принятие так называемой угрожающей позы в случае замеченной опасности нападения паразита или хищника. Жуки чернотелки рода *Blaps* F., не способные к быстрым передвижениям, при ожидаемом нападении на них, поворачиваются к противнику задней частью тела и, поднимаясь на задних ногах, приподнимают эту часть. В данном случае, угрожающая поза сочетается с выделениями анальных желез. Живущие коллективно гусеницы бражников рода *Isognathus* Feld., при нападении на них начинают двигать своими бичами. Движения хвостового бича у гусениц младших возрастов, когда их потревожат, свойственно и многим

другим бражникам (Sphingidae). Мы наблюдали это, например, у бражников алекто (*Theretra alecto* L.); пугающая поза при этом связана с пугающей окраской: угрожающей позой гусениц некоторых видов шелкопрядов (Bombycidae), гусениц бражников (Sphingidae), особенно в старших возрастах, гусениц хохлаток рода *Echaereta* Hb. является более или менее быстрое поднятие головы и грудной части тела, причем угрожающая поза здесь также сочетается с пугающей окраской. Гусеницы многих бабочек, будучи потревожены, качают головой из стороны в сторону.

Многие хищные и паразитические насекомые, а также насекомые подвергающиеся их нападению, выработали способность к быстрым движениям, как это уже упоминалось в примерах морфологических приспособительных признаков, обеспечивающих такие передвижения.

Другие хищники-насекомые «подкарауливают» свою жертву, скрываясь в различных прикрытиях, например, под камнями и среди комочков почвы, как некоторые жуки-жужелицы (Carabidae), или среди листьев и на стеблях растений, как богомолы (Mantodea). Некоторые «подкарауливающие» насекомые увеличивают возможности поимки добычи путем создания специальных «ловушек». Так, например, личинки муравьиных львов (Myrmeleonidae) живут на сыпучих песках, на дне специально сделанных ими в песке воронок. Муравьи и другие насекомые, заползающие на скат такой воронки, попадают с осыпающимися под их ногами песчинками на дно воронки и схватываются хищником. Личинки жуков скакунов рода *Cicindela* L. подкарауливают добычу, находясь у входа в свои норки.

Самое рытье норок и обитание в других подобных убежищах, которое широко распространено у представителей различных групп насекомых, является, конечно, не только защитой от неблагоприятных метеорологических условий, как это отмечалось уже ранее, но и приспособлением для лучшего укрытия от естественных врагов.

Многим насекомым свойствен танатоз: когда им угрожает непосредственная опасность от паразитов и хищников, они «притворяются» мертвыми — поджимают усики и ноги к телу и падают с растений вниз, где

лежат некоторое время неподвижно. Наиболее обычен танатоз у жуков листоедов (Chrysomelidae) и слоников (Curculionidae).

Некоторые насекомые обладают способностью к автотомии — легкой обламываемости отдельных конечностей тела: ног, например, у долгоножек (Tipulidae), палочников (Phasmoda) или саранчовых (Acridodea); хвостовых придатков, например, у щетинохвосток (Thysanura), что во многих случаях позволяет им избежать гибели от хищников. У личинок некоторых видов обломленная часть регенерирует. Регенерация у всех взрослых насекомых отсутствует.

Впадение хищников или паразитов в летнюю спячку или диапаузу на периоды отсутствия необходимых жертв, очевидно, произошло в связи с их специфическим питанием.

Так, например, листовой люцерновый слоник (*Phytomomus variabilis* Hbst.) развивается в году в одном поколении, личинки его встречаются в природе только в весенний период. Одноядный паразит личинок *Canidia exigua* Grav. в период отрождения взрослых слоников находится в фазе закоконировавшейся личинки и прекращает дальнейшее развитие, впадая в диапаузу до весны следующего года, до периода появления личинок листового люцернового слоника следующей генерации (Яхонтов, 1934). В пустынных районах Средней Азии в июне, в период выгорания степной растительности и связанной с этим сильной депрессии численности тлей (Aphidodea), хищничающие за счет тлей кокцинеллиды *Brumus octosignatus* Gelb. находятся в фазе куколки, а после отрождения из куколок жуки без питания улетают в горы для залегания в летнюю спячку, которая затем переходит в зимнюю спячку, до момента весеннего появления значительного количества тлей в степных долинах (Яхонтов, 1950).

Периоды развития паразитов и хищников, очевидно, вообще, должны быть приспособлены к срокам появления необходимых для их жизни животных в соответствующих стадиях развития. За последнее десятилетие установлено, что синхронность развития хозяина и паразита у насекомых может достигаться по крайней мере двумя путями: или полной зависимостью пара-

зита от физиологического состояния хозяина, или самостоятельными и независимыми реакциями их на комплекс экологических факторов. Развитие наездника *Apanteles glomeratus* L. и капустной белянки (*Pieris brassicae* L.), на гусеницах которой он паразитирует, строго синхронно, хотя они впадают в диапаузу под влиянием различных условий среды. При паразитизме же этого наездника на гусеницах боярышницы (*Aporia crataegi* L.) он перестает развиваться в фазе молодых личинок в теле хозяина, когда у последнего наступает зимняя спячка (Масленникова, 1958, 1959).

В связи с тем, что паразитам необходимо отыскивать свои жертвы, так как при малом их количестве, или малой плотности их на единицу площади, может повести к высокой смертности паразитов, а также в связи с наличием у отдельных особей хозяев иммунитета, у некоторых хальцид яйцеедов (*Chalcidodea*) развилось явление полиэмбрионии, возмещающее их большую смертность. Сущность полиэмбрионии состоит в том, что бластомеры, возникающие при дроблении яйца, объединяются в несколько (иногда много) групп, и каждая из них дает развитие отдельного зародыша. Полиэмбриония у некоторых видов насекомых факультативна, у других это явление постоянно для вида. Полиэмбриония способна резко ускорить размножение вида. У паразита яиц яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellis* Zell.) *Ageniaspis fuscollis* Dalm., например, из одного яйца развивается более 100 личинок.

Биологический смысл полиэмбрионии, очевидно, подобен резкому повышению плодовитости многих других паразитических животных, у которых возможна высокая смертность при размножении, как, например, у паразитических червей.

Личинки эндопаразитических насекомых, паразитирующие на других насекомых, как упоминалось выше, как правило, приводит свою жертву к гибели. Во избежание преждевременной гибели хозяина, эти личинки питаются сначала менее важными для его жизни тканями — жировым телом, гемолимфой, а иногда и содержимым кишечника, и только уже завершая развитие в теле хозяина, они начинают пожирать и те органы хозяина, при повреждении которых он более существо-

вать не может, или только к этому периоду при прежнем питании они истощают хозяина настолько, что он погибает.

Указанные примеры адаптивных признаков строения, физиологических процессов и поведения насекомых, связанных с паразитизмом и хищничеством, характеризуют разнообразие взаимных приспособлений паразитов, хищников и насекомых, на которых они нападают.

Поскольку паразитизм и хищничество иногда связаны с конкурентными отношениями, например, в случаях нападения на одни и те же виды животных, некоторые из признаков могут быть порождены совместным воздействием паразитизма, хищничества и конкуренции. Таковы, в частности, быстрые передвижения и обеспечивающие это морфологические особенности, а также покровительственная окраска и форма и т. д.

Нападение паразитов отдельных видов на одного и того же хозяина часто чередуется, ослабляя конкурентные отношения, причем это может повлиять и на характер сезонности, и характер суточных смен паразитофауны. Весной и летом в Казахстане, Предкавказье и в Астраханской области на малом суслике (*Citellus pygmaeus* Pall.) паразитирует, в основном, блоха вида *Ceratophyllus tesquorum* Wagn., осенью же и зимой — блоха *Neopsylla setosa* Wagn. Слепни (*Tabanidae*), как известно, нападают на людей и животных днем, а комары (*Culicidae*), москиты (род *Phlebotomus* Rd.) — в сумерки и ночью. Различные сезоны развития и активности, суточная смена активности свойственны насекомым с различным пищевым режимом, примеры чему были приведены в предыдущих главах. Все эти биологические особенности различных видов ведут к ослаблению или устранению конкуренции между ними.

Изучение биологии некоторых насекомых, как, например, фитономуса (*Phytonomus variabilis* Hlyt.) (Яхонтов, 1934), показало, что разные стадии их развития подвергаются нападению разных комплексов паразитов.

Как уже было указано раньше, конкурентные отношения стимулируют образование более специализированных форм насекомых и занятие ими различных биологических ниш.

На насекомых, как и на все живые организмы, воздействие оказывают, конечно, не только биотические связи, но и абиотические условия среды. Все адаптации обусловлены сочетаниями всего комплекса окружающих условий. Разделение насекомых на ночных, дневных и сумеречных, на активных в разные сезоны, связано и с разным метеорологическим режимом в соответствующее время.

Биотические связи действуют также не изолированно и не однородно; насекомые должны приспосабливаться одновременно к симбиозу, комменсализму, паразитизму, хищничеству, конкуренции.

Большинство адаптивных черт, связанных с различными категориями отношений между насекомыми и насекомыми с другими животными, могли выработаться, очевидно, только за очень длительные периоды совместного существования в общих биотопах.

Симбиотические, взаимопользные связи могли возникнуть в результате общности мест обитания при постепенном видоизменении процессов обмена веществ и поведения животных. Значительные изменения обмена могут повести даже к невозможности раздельного существования. Симбиоз простейших (Protozoa) с насекомыми мог начаться со случайного проникновения простейших в организм насекомых. Полагают, что симбиоз мог возникнуть также из паразитизма, если приспособления хозяина сначала обезвреживали паразита, причем создавались отношения синойкии — односторонне полезного сожительства, а затем взаимные приспособления могли повести и к симбиозу (Наумов, 1955). В стадии такого перехода паразитизма к синойкии находятся, например, малярийные плазмодии *Plasmodium* sp. sp.) в теле комаров (Culicidae).

Синойкия, очевидно, могла создаваться различными путями при нахождении насекомых и других животных в одном месте. Случайные переносы клещей или других животных в новые места могли дать начало специальным приспособлениям для форезии. Случайность, факультативность синойкии и сейчас отмечается для многих видов насекомых, обнаруживаемых в норах других животных.

Но синойкия могла легко превратиться и в комменсализм или паразитизм насекомых, или других живот-

ных на насекомых сначала, в паразитизм факультативный, а затем и регулярный, типичный для вида, равно как она могла повести и к симбиозу. Легко себе представить, что муравьи (Formicidae), пользуясь выделениями тлей (Aphidodea), сначала не были полезными для последних и отношения между ними носили характер синойкии. Не трудно представить, как от использования насекомого в качестве «транспортного средства» из безвредных для них организмов могли образоваться и паразитные формы или комменсалы.

Комменсализм не редок в качестве случайного явления при совместном обитании и однородности пищи, но он может, очевидно, легко приобрести и регулярный, и постоянный характер.

Муха *Senotainia deserta* Rohd. в личиночной фазе живет за счет пауков (Aranei), заготовленных в гнездах осы *Sceliphron destillatorium* Ill. на стенах построек (Яхонтов, 1950); по-видимому, вначале происходила случайная яйцекладка самок этой мухи на принесенных осой пауков, позднее же мухи, охотно держащиеся на стенах построек, стали уже поджидать прилета осы с парализованными пауками, и личинки *Senotainia* перешли к регулярному комменсализму.

Не однородны также пути возникновения паразитизма. Кроме упомянутого возможного перехода к паразитизму от синойкии и комменсализма, намечены также нижеследующие пути. Некоторые паразитические насекомые, особенно мухи сем. Sarcophagidae и Larvivoridae, имели, очевидно, предков сапрофагов и некрофагов. Среди семейств Sarcophagidae, Calliphoridae, Muscidae и некоторых других и сейчас, как ранее было указано, может наблюдаться полный или факультативный паразитизм (Павловский, 1946; Смирн, 1916; Бэр, 1920 и др.). Личинки мух семейства Phoridae, в основном некрофаги, но некоторые из них перешли к паразитизму за счет других насекомых, например, в Америке за счет серьезного вредителя хлопчатника — мексиканского коробочного долгоносика (*Anthonomus grandis* Boh.). Возможен переход к паразитизму и от хищничества. Виды семейства Reduviidae в большинстве — хищники, но клоп *Reduvius personatus* L. является также факультативным кровососущим паразитом (Догель, 1947), а представители родов *Triatoma* и

*Rhodnius* превратились уже и в нормальных кровососущих паразитов (Штейнхауз, 1952).

Возможен в ряде случаев переход насекомых к паразитизму и от фитофагии. В Средней Азии, например, мы не раз наблюдали кровососание некоторых клопов растительноядного семейства *Miridae*.

Использование насекомых в качестве основных или промежуточных хозяев некоторыми простейшими паразитами, например, гемоспоридиями (*Haemosporidia*) или жгутиковыми (*Mastigophora*), равно как и бактериями, и вирусами, и передача их другим животным или человеку, иначе говоря смена хозяев паразитами, при которой участвуют и насекомые, объясняется следующим: во-первых, паразиты при высокой их вирулентности могут вызывать гибель хозяина и в таких случаях сами патогенные простейшие были бы обречены на вымирание, если бы другие паразиты заболевших животных (комары — *Culicidae*, москиты — *Phlebotomus* sp. sp. и другие кровососущие двукрылые; блохи — *Aphaniptera*, вши — *Parasita* и т. д.) не могли стать их вторыми хозяевами. Сонная болезнь, вызываемая жгутиконосцами *Trypanosoma gambiense*, *T. brucei*, *T. rhodesiense*, кончается, как правило, смертью человека или животного, поэтому без паразитизма на мухах це-це (*Glossina palpalis* Rob. Desv., *G. morsitans* Westw.) названные трипанозомы прекратили бы свое существование.

Во-вторых, у многих хозяев вырабатывается при длительном паразитировании некоторых паразитов иммунитет к нему и смена хозяев паразитом становится для него важным приспособлением. Половой цикл малярийных плазмодиев, например, в крови человека не завершается, образуются лишь гаметоциты, здесь размножение идет исключительно по способу шизогонии, спорогония же происходит в теле комара рода *Anopheles* Mgn. Некоторые люди вообще иммунны по отношению к малярии. У комаров также известно возникновение иммунитета по отношению к малярийным плазмодиям, в частности у комара *Culex pipiens* L. к плазмодиям видов *Plasmodium cathemerium* Hart. и *P. relictum* G. et. F. (Хуфф, 1940; Штейнхауз, 1952).

Вопрос о смене хозяев у простейших, однако, довольно сложен. Можно думать, что насекомые, как

несравненно более древние животные, часто становились хозяевами их раньше позвоночных и человека. Среди шести родов семейства трипанозом (*Trypanosomidae*), например, три рода (*Crithidia*, *Leptomonas*, *Herpetomonas*) паразитируют и в настоящее время только на насекомых и других членистоногих. Возможно, конечно, что у отдельных видов простейших происходил и вторичный переход к паразитизму на насекомых. Во всяком случае, без смены хозяев существование многих из них в настоящее время невозможно.

Происхождение хищничества также не однородно. В ряде случаев, хищничество, очевидно, возникло у насекомых из фитофагии. Так, например, клоп *Camptobrochis punctulatus* Fall., в массе встречающийся на люцерновых полях Средней Азии, питается растительными соками, но, кроме того, нападает и на тлей *Aphis laburni* Kltnb., *Therioaphis ononidis* Kltnb., *Acyrtosiphon onobrychis* Fons. Некоторые другие клопы этого рода ведут постоянно хищный образ жизни. Факультативными хищниками являются некоторые уховертки (*Dermaptera*) и кузнечики (*Tettigoniidae*).

Поскольку подавляющее большинство гусениц растительноядно, хищничество в отряде *Lepidoptera* возникло, несомненно, также из фитофагии в результате постоянного контакта с некоторыми насекомыми. Большинство хищных гусениц пожирает кокцид (*Coccidea*) и тлей (*Aphidodea*), живущих часто в больших скоплениях на растениях (Яхонтов, 1938; 1956).

Возможен переход к хищничеству и от паразитизма; факультативными хищниками различных насекомых являются, например, кровососущие паразиты человека и млекопитающих животных — комары семейства *Segatopogonidae*.

Вероятно, некоторые хищные насекомые произошли от сапрофагов и некрофагов (некоторые личинки *Diptera*, некоторые жуки и их личинки семейства *Staphylinidae* и т. д.).



## Глава 12

### ПОЧВЕННЫЕ (ЭДАФИЧЕСКИЕ) ФАКТОРЫ СРЕДЫ НАСЕКОМЫХ

Обилие и разнообразие насекомых, обитающих в почве. Приуроченность видов и межвидовых комплексов насекомых к характеру почв различных географических зон. Влияние на насекомых структуры, химизма, водного и воздушного режима почв и рельефа местности. Адаптивные особенности строения и поведения почвенных насекомых. Приспособления к жизни в почве физиологического порядка. Сопряженность гидро- и геотаксисов у почвенных насекомых. Косвенное влияние эдафических факторов на насекомых, не обитающих в почве. Роль насекомых в почвообразовательных процессах при их питании, передвижениях и в результате отмирания. Санитарная роль почвенных насекомых.

В почве обитает большое количество видов насекомых. Некоторые группы насекомых настолько тесно связаны с почвой, что почти не появляются на ее поверхности. Это особенно относится к подклассу низших насекомых (Apterygogenea). Среди Protura, Diplura и Collembola лишь немногие виды на сколько-нибудь длительное время появляются над поверхностью почвы и находящихся на ней органических остатков, большей частью они вынуждены покидать ее при каких-либо неблагоприятных условиях (затопление и т. п.). Только очень немногие виды низших насекомых приспособились к постоянной жизни вне почвы. Примером последних могут служить щетинохвостки *Lepisma saccharina* L. и виды рода *Machilis* Latr., и из ногохвосток *Sminthurus viridis* L.

Из высших насекомых (Pterygogenea) некоторые

виды также не выходят всю или почти всю жизнь из почвы. Только крылатые половые особи появляются над поверхностью почвы у термитов (Isoptera), редко появляются над поверхностью почвы медведки (*Gryllotalpa* sp. sp.).

Большинство насекомых в имагинальной фазе не принадлежит к почвенным формам и у них получили развитие крылья. Но все же высшие насекомые некоторых видов и в имагинальной фазе обитают в почве; это, в данном случае, явление вторичное, с чем часто связана утрата летательного аппарата. К таким насекомым относятся многие неполноциклые виды корневых тлей (Aphidodea), которые во всех стадиях развития не покидают почвы. В связи со специфическим образом жизни самки многих видов муравьев (Formicidae) после оплодотворения переходят к подземному образу жизни (или у ряда других видов — внутри надземных муравейников).

Очень многие виды насекомых связаны с жизнью в почве только в определенные периоды их онтогенеза, или в определенные сезоны.

У насекомых некоторых видов в почве проходит лишь эмбриональное развитие: например, у саранчовых (Acridodea), сверчков (Gryllodea) и кузнечиков (Tettigoniidae).

Насекомые многих видов проводят в почве личиночный, а насекомые с полным превращением (Holometabola) и куколочный период. Из насекомых с неполным превращением (Parholometabola) можно назвать, в качестве примеров, медведок, цикад семейства Cicadidae. Из насекомых с полным превращением — многие виды жуков жужелиц (Carabidae), хищников (Staphylinidae), щелкунов (Elateridae), чернотелок (Tenebrionidae), пластинчатоусых (Scarabaeidae), листоедов (Chrysomelidae) группы Sagrinae, некоторые виды жуков усачей (Cerambycidae), долгоносиков (Curculionidae), из сетчатокрылых — муравьиных львов (Myrmeleonidae); из двукрылых — виды семейства Bibionidae, Tipulidae, Stratiomyidae, Tabanidae, Asilidae, Therevidae; из бабочек — виды подсемейства Agrotinae; из перепончатокрылых в почвенных норках развиваются многие пчелиные насекомые (Apodea), Sphecodea и т. д.

Среди этих насекомых некоторые виды откладывают яйца на поверхности почвы или на растениях, а их личинки уходят в почву или сразу после отрождения из яиц (до питания), как у клубеньковых долгоносиков (*Sitona* sp. sp.), у цикад рода *Cicadidae*, у табачной совки (*Agrotis obesa* Hb.), или сначала питаются на надземных частях растений, а затем, после первой или второй линьки, уходят в почву, как гусеницы озимой и восклицательной совки (*Agrotis segetum* Schiff., *A. exclamationis* L.).

Личинки и гусеницы очень многих насекомых зарываются в почву, уже завершив питание над поверхностью почвы, и в почве проводят лишь препупальную фазу и фазу куколки; таковы многие жуки листоеды (*Chrysomelidae*), многие двукрылые из семейств *Cecidomyiidae*, *Muscidae*, *Larvivoridae*, *Phasiidae* и др.; многие бабочки, в частности бражники (*Sphingidae*), многие совки (*Noctuidae*), пяденицы (*Geometridae*) и др.; некоторые перепончатокрылые насекомые из семейства пилильщиков (*Tenthredinidae*), наездников ихнеумонид (*Ichneumonidae*) и др. Из насекомых, имеющих избыточное неполное превращение (*Hyperanagometabola*), проходят преимагинальную фазу покоя в почве некоторые трипсы (*Thysanoptera*).

Очень многие насекомые, обитающие в теплое время года над поверхностью почвы, зазимовывают в почве или в растительных остатках на ее поверхности, например, многие трипсы (*Thysanoptera*), клопы (*Hemiptera*), многие жуки листоеды (*Chrysomelidae*), взрослые чернотелки (*Tenebrionidae*), гусеницы некоторых бабочек, многие осы (*Vespidae*) и т. д.

Многие насекомые прячутся в почву или растительные остатки на ее поверхности при более или менее кратковременных неблагоприятных метеорологических условиях над ее поверхностью, например, многие жуки бронзовки (*Cetoniini*) — на ночь, хрущи (*Melolonthinae*) или некоторые чернотелки — на день. Некоторые авторы считают, что около 95% видов насекомых проводят тот или иной период жизни в почве (Баккл, 1923).

Количество насекомых во многих почвах очень значительно, об этом свидетельствуют все специальные работы по почвенной фауне. Например, в почвах Лат-

вии из 11 000 обнаруженных Эглитисом (1954) животных около 80% относятся к насекомым. В почвах, богатых органическими веществами, в Латвии редки места, где ногохвосток (*Collembola*) обнаруживалось менее 1000 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. Свыше 90% макроорганизмов, населяющих почву Юго-Востока РСФСР, составляют насекомые (Зиновьева, 1960).

По данным М. С. Гилярова (1959), в среднем на 1 м<sup>2</sup> почвы приходится от нескольких десятков до нескольких сотен крупных беспозвоночных, не считая ногохвосток (*Collembola*).

На целинных почвах в окрестностях Ташкента, в Узбекистане только одних проволочных червей (*Elategidae*) насчитывалось на гектаре в отдельные сезоны года от 26560 до 426560 экземпляров; в почвах хлопковых полей обнаруживалось до 536 экз. насекомых на 1 м<sup>2</sup>, в почве люцерников, не считая иногда очень многочисленных личинок и куколок клубеньковых долгоносиков (*Sitona* sp. sp., особенно *S. cylindricollis* Fahr.), до 114 экз. на 1 м<sup>2</sup> (в слое толщиной до 30 см) (Алимджанов, 1953).

Весь комплекс организмов, обитающих в почве, в отличие от организмов, живущих над поверхностью почвы, было предложено Франсе (1921) называть эдафоном.

Естественно, поскольку уже из вышеприведенных примеров видно, что многие насекомые держатся в почве только отдельные периоды своей жизни, а кроме того, поскольку жизнь всех почвенных организмов зависит не только от почвы, но и от условий над ее поверхностью, противопоставление почвенных организмов всем другим организмам носит условный характер. Термин «эдафон» может быть применен лишь в смысле определенной зоны в ярусном распределении организмов в тот или иной период.

Конечно, поскольку почва представляет собой своеобразную среду обитания животных, эдафические факторы в их жизни играют значительную роль. Термины «эдафон» и «эдафический» берут начало от греческого слова «эдафос» — почва, грунт.

Почвенные условия оказывают, несомненно, большое влияние на жизнь всех насекомых, так как от особенностей почвы зависит и растительность, а все насе-

комые, как уже говорилось ранее, находятся прямо или косвенно в зависимости от растений.

Почвенные насекомые, с другой стороны, оказывают большое влияние на состав и свойства почвы. Даже само понятие о почве включает в себя изменение наружных горизонтов горных пород не только воздействием воды и воздуха, но и различных организмов (растительных и животных), как это было установлено еще основателями науки почвоведения В. В. Докучаевым (1936, 1948), акад. В. И. Вернадским (1939) и позднейшими почвоведом.

В связи с тем, что в почве условия влажности и температуры более однородны, а влияние света очень ослаблено и на некоторой глубине вообще отсутствует, состав почвенных насекомых в различных географических зонах и на различных почвах менее разнообразен как в смысле систематических группировок, так и в смысле численности по сравнению с насекомыми других вертикальных ярусов. Например, в тропических латеритах Вост Индии и острова Ява, в красноземах субтропиков Аджаристана, в почвах terra rossa в Крыму, в сероземных почвах северного Узбекистана, в буроземах Ферганского хребта, в каштановых почвах Оренбургской области, в подзолистых и серых лесных почвах лиственных и хвойных лесов Московской области, а также в Швеции, на черноземах Курской области и Украины, в торфяниках Белоруссии обитают представители Collembola, Thysanura и из Coleoptera — представители семейств Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae. Чернотелки (Tenebrionidae) не отмечены лишь в подзолистых почвах в Московской области и в Швеции, пластинчатоусые отсутствуют, кроме того, в белорусских торфяниках. Лишь очень требовательные к высокой температуре термиты (Isoptera) отмечены только в тропической зоне и в зоне влажных и сухих субтропиков в латеритах, terra rossa и сероземах (Гиляров, 1949).

Но видовой состав каждой из указанных групп насекомых в различных почвах и районах заметно отличается. Так, например, личинки жука щелкуна *Agriotes gurgistanus* Fald., встречаются только на черноземах и особенно многочисленны на Украине. Для сероземов Средней Азии характерны щелкуны *Pleonomus tereticol-*

*lis* Mén. (Гиляров, 1949; Родд, Гуссаковский и Антова, 1933), *Melanotus avitus* Cand. (Яхонтов, 1953), *Agriotes nadari* Buys. (Гиляров, 1949 и др.).

Из пыльцеедов (Alleculidae) для черноземов Украины типичен *Otomophilus proteus* Kirsch., для сероземов Бухары — *O. pilicollis* Mén. (Яхонтов, 1929; Родд и соавторы, 1933; Гиляров, 1933).

В почвах СССР количество видов чернотелок по направлению на юг заметно увеличивается, а в суглинистых почвах Московской области они вообще отсутствуют. В подзолистых почвах Череповца встречаются в почвах личинки вида *Crypticus quisquilinus* L. (Меркулева, 1937; Гиляров, 1949).

Все указанные примеры распределения видов насекомых в почвах различных географических зон могут, конечно, зависеть не столько от влияния почвенных разностей, сколько от климатических условий в этих зонах. Следует, все же, и в этом случае подчеркнуть, что влияние на распространение видов, обитающих в почве, не может не быть комплексным, к тому же и сам характер почв зависит в большой мере от климата той или иной местности, даже если они происходят из одной и той же горной породы. На образование почв, как известно, очень большое влияние оказывают осадки и испарение, а последние в значительной мере определяются температурой. В главе 3 было дано общее содержание термина биотоп, в это понятие включается и характер почвы. Состав биоценоза для любого биотопа более или менее специфичен.

На видовое распределение и численные соотношения насекомых, связанных с почвой, несомненное влияние оказывает и почва. Так, например, в почвах Нарынского района в Западно-Казахстанской области личинки хруща *Lasiopsis caninus* Zoubk. заселяют влажные, более гумифицированные почвы, а личинки хрущей *Anomala errans* F. и *A. euphorbiae* Burm. живут в песчаных почвах и избегают тех мест, где песок подвергся даже небольшому переувлажнению. Песчаные почвы заселяют также личинки хруща *Polyphylla alba* Ball. (Зиновьева, 1954).

Только на песчаных почвах вредит виноградникам мраморный хрущ (*Polyphylla fullo* L.) на юге СССР и в Западной Европе. Личинки многих жуков скакунов

(Cicindellidae) предпочитают песчаные почвы и не встречаются на глинах и сильно гумифицированных почвах. Только в сыпучих почвах встречаются личинки муравьиных львов (Mymecleonidae), в плотных глинистых почвах устраивают гнезда многие одиночные пчелы. Свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris* Germ.) в массе размножается лишь в местах с легкими почвами рыхлого сложения, непрочной структуры (Бутовский, 1962). Мароккская кобылка (*Dociotaurus maroccanus* Thunb.) закладывает яйцевые кубышки в плотные, целинные, преимущественно каменные, почвы предгорий.

Тяжелая глина и песчаная почва не благоприятны для жизни пшеничного комарика (*Sitodiplosis mosellana* Gehin).

Энтомофауна сильно засоленных почв во всех географических зонах обычно обеднена и специфична. В Голодной степи (Ташкентская область Узбекистана) на незасоленном целинном участке было обнаружено в почве на площади 1 м<sup>2</sup>, при нашей работе, в среднем 7,4 личинки насекомых, принадлежащих к семействам Scarabaeidae, Elateridae и Tenebrionidae, на засоленном же участке в среднем только 1,2 личинки, принадлежащих к одному виду семейства Tenebrionidae, не встречавшемуся на незасоленных почвах.

Большое влияние на распределение насекомых в различных почвах оказывает кислотность почвы. Большинство видов проволочных червей (Elateridae) в наибольшем количестве заселяют почвы с pH 4—5,2 (Лангенбух, 1933; Бобинская, 1940), но есть среди них и виды (из рода *Limonius* Esch.), в массе встречающиеся на щелочной почве. Пшеничный комарик не заселяет почвы, если pH превышает 12, кислая почва также не благоприятна для него.

На почвообитающих насекомых большое влияние оказывает структура почвы, от которой зависит ее тепловой, воздушный и водный режим, химический состав, а также рельеф поверхности почвы.

Обитание в почве повело к образованию у насекомых адаптивных признаков строения и поведения.

Влияние на насекомых почвы как среды обитания тесно связано с ее трехфазностью: наличие структурных частиц разного размера; воздуха, заполняющего

промежутки между этими частицами и воды (Гиляров, 1949). Почвенная влага может находиться или в сорбированном, связанном поверхностью твердых частиц, или в свободном состоянии, а также в виде свободно просачивающейся гравитационной воды.

Свободная вода может быть капиллярно разобранной и, будучи разделенной воздушными прослойками в промежутках между почвенными частицами, не может передвигаться; или в капиллярно подвижном состоянии, когда она передвигается в результате более слабого давления воздушных промежутков. Вода может и не иметь воздушных прослоек.

Связанная почвенная вода не может быть использована организмами.

От размеров и формы почвенных частиц зависит в почве объем газов и воды (ее влагоемкость).

Состав воздуха между почвенными частицами отличается от состава воздуха над поверхностью почвы в основном большим содержанием углекислого газа, но имеет, по крайней мере в верхних слоях почвы, примерно такое же содержание кислорода. Это объясняется тем, что поступление кислорода из окружающей атмосферы происходит быстрее, чем выделение углекислоты и водяных паров.

Объем воздуха и воды в почве взаимно обусловлены, причем объем воздуха зависит от количества влаги в большей степени, чем объем влаги от воздуха, подвижная вода может вытеснять воздух.

Прямое воздействие химического состава почвы на обитающих в почве насекомых осуществляется в основном при помощи растворов и таким образом находится в прямой зависимости от влаги.

Взаимно связаны также температура и влажность почвы. При более высоких температурах, благодаря более высокому испарению, влажность почвы снижается.

В летний период температура почвы с глубиной постепенно понижается. В холодном и умеренном климатах зимой, наоборот, температура почвы в верхних горизонтах ниже, чем в нижних.

Очень заметны суточные изменения температуры почвы. Поверхность почвы и ее верхние слои в солнечное дневное время, в силу лучепоглощения, имеют наи-

большую температуру, а в ночное время, в силу теплоизлучения, температура в этих слоях ниже, чем в более глубоких.

Сезонные и суточные смены температуры почвы с увеличением глубины становятся менее заметными и на некоторых, различных для разных почв и климатических зон, глубинах остаются почти неизменными. В Средней Европе, суточные и сезонные смены температуры даже на глубине всего 15 см уже незначительны; суточные колебания температуры в самые жаркие периоды лета здесь не превышают 6°С и на глубине 30 см — 2°С. Глубина, на которой суточные колебания температуры незначительны, тем больше, чем суше климат местности и чем выше инсоляция.

Из адаптивных особенностей строения насекомых, обитающих в почве, отмечается у многих видов сильное развитие кутикулярного слоя кожи, придающее прочность покровам, необходимую для передвижений в плотной среде и для повышения сопротивления наружному давлению. Особенно резко это выражено у личинок жуков щелкунов (Elateridae), которые за сильную склеротизацию кожных покровов, при сильно удлинённой форме тела примерно одинакового диаметра, получили даже название проволочных червей или проволочников. Не менее резко склеротизация покровов у очень похожих по наружному виду на проволочных червей личинок жуков чернотелок (Tenebrionidae) и многих жуков пыльцеведов (Alleculidae). Личинок чернотелок и пыльцеведов, обитающих в почве, нередко называют ложнопроволочниками.

У многих почвенных насекомых особую склеротизацию и прочность получают отдельные участки тела, которыми они упираются в стенки проделываемых ими почвенных ходов и которые участвуют в рытье ходов. Например, головная капсула, прочность которой нередко повышается отсутствием на ней швов, у личинок хрущей (Melolonthinae), или живущих в плотной почве проволочных червей *Pleonomus tereticollis* Mén.; концевые участки челюстей и ноги, участвующие в копании, — у личинок Coleoptera, медведок (*Gryllotalpa* sp.) и т. д.; сильно хитинизированные щитки на тергите первого грудного сегмента и на последнем брюшном сегменте, имеющиеся у гусениц Lepidoptera, личинок

многих Coleoptera и др.; такие же щитки небольшого размера имеются у личинок хрущей с боков первого грудного сегмента и на выпуклых частях различных сегментов у личинок многих жуков (Carabidae), например, родов *Chlaenius* Bon., *Broscus* Panz., *Harpalus* Latr. и т. д.

Насекомые, передвигающиеся только по скважинам почвы, большой склеротизации покровов не получают (например, Collembola).

Несмотря на большое уплотнение и склеротизацию кожных покровов почвенных насекомых, покровы их обычно хорошо проницаемы для воды. У них не развились или иногда были вторично утрачены приспособления, связанные с уменьшением испарения через поверхность тела, — в этом нет надобности, так как между частицами почвы, где они обитают, воздух в большой мере насыщен влагой. В случаях же недостаточной влажности в верхних почвенных слоях, как будет подробнее сказано ниже, многие из них уходят в более глубокие и увлажненные слои.

Даже у проволочных червей, обладающих наиболее плотными покровами, доказана высокая водонепроницаемость (Уиглсуорс, 1945, Овчинникова, 1960 и др.). Проницаемость кожных покровов почвенных насекомых находится в зависимости от pH среды; в щелочной среде она возрастает. Выявлена избирательная способность по отношению к проницаемости солевых растворов: быстрее всего проникают аммиакосодержащие соли, труднее калийные, и тем более натриевые соли (Овчинникова, 1960).

Степень водонепроницаемости кожных покровов почвенных насекомых у разных видов очень различна, это выявлено даже по отношению к родственным видам. Непроницаемость водонепроницаемость и в различные периоды онтогенеза, у проволочных червей, в частности, она наиболее высока непосредственно после линек и в первых их возрастах. Водонепроницаемость зависит и от сезона года и связанного с ним физиологического состояния насекомого. Проницаемость покровов тем выше, чем интенсивнее протекает метаболизм (Овчинникова, 1960).

По данным Уиглсуорса (1945), температура, при которой испарение через кожные покровы насекомых в сухом воздухе равно 5 мг на 1 см<sup>2</sup> поверхности за 1 ч,

очень много ниже, чем у насекомых, живущих на вегетирующих растениях или в зерне. Например, для живущих в почве: личинки *Bibio marci* L. она ниже 5° C, для личинки жужелицы *Pterostichus madidus* Sturm. ниже 10° C, для личинки навозника *Aphodius fimetarius* L., равна 15,5° C, для гусениц озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.) — 19,0° C, для личинки долгоножки *Tipula paludosa* Mg. — 23,5° C, для личинки хруща *Phyllopertha horticola* L. — 25,5° C; тогда как у личинки пилильщика *Nematus ribesii* Scop. равное испарение происходит только при 43,5° C, у гусеницы капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) — при 46,5° C, у гусеницы репной белянки (*P. rapae* L.) — при 48,0° C, у гусеницы мучной огневки (*Ephestia kühniella* Zell.) — 57,5° C, личинки мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.) — 58,5° C, а у личинки клопа *Rhodnius prolixus* Stal. необходима даже температура 65,5° C. Уиглсуорс связывает это с легким механическим стиранием и поранением эпикутикулярной липоидной оболочки кожи при передвижениях почвенных насекомых. Очевидно, стирание липоидной оболочки действительно повышает проницаемость кутикулы для водяных паров. По данным Уиглсуорса, у проволочного червя, не имевшего контакта с почвой после линьки, при 30° C в течение часа на 1 см<sup>2</sup> поверхности испарялось 2 мг воды, а у личинок, взятых из почвы, — 13 мг и при 40° C на 1 см<sup>2</sup> поверхности испарялось у не имевшего контакта с почвой в течение часа 5 мг воды, у личинок же, взятых из почвы, — 29,2 мг. М. С. Гиляров (1949) показал, что все же здесь дело не только в стирании и поранении липоидной оболочки кутикулы и что даже при неповрежденной кутикуле куколок жужелицы рода *Carabus* L. и при значительном поверхностном восковом налете корневых тлей родов *Forda* Heyd. и *Trifidaphis* Guer. испарение через кутикулу происходит быстро. Защитные приспособления, возникшие у наземных насекомых для торможения испарения, у почвенных насекомых слабо развиты.

В значительной мере (если не полностью) в связи с отсутствием необходимости защиты от потери воды стоит и отсутствие у многих почвенных насекомых, в частности, у трахейных видов ногохвосток и у почвенных личинок некоторых Diptera, запирающего аппарата трахейной системы близ дыхалец, а у личинок пластинча-

тоусых жуков (Scarabaeidae) и у личинок комаров долгоножек (Tipulidae), хотя запирающий аппарат дыхалец и имеется, наряду с ним в дыхательной системе имеются мелкие отверстия, обеспечивающие проникновение через них паров и газов (Уордл, 1926 и др.).

В связи с высокой водопроницаемостью кожных покровов почвенных насекомых стоит высокая развитость их выделительных органов. У ногохвосток, двухвосток (Diplura), не имеющих мальпигиевых сосудов, их заменяют специальные нижнегубные железы; кроме того, выделительную роль у них несет и задняя кишка. Антоном (1908) установлена выделительная функция задней кишки также у имеющих мальпигиевы сосуды, обитающих в почве, личинок долгоножек *Ctenophora angustipennis* Loew. У щетинохвосток (Thysanura), наряду с мальпигиевыми сосудами, имеются и выделительные нижнегубные железы.

У почвенных насекомых мальпигиевы сосуды длинные и хорошо развиты; это установлено, в частности, для личинок пластинчатых жуков, проволочных червей и личинок долгоножек.

Сильное развитие выделительной системы важно для выведения могущей поступить в организм излишней влаги.

У некоторых низших насекомых (у Protura и у Onychiuridae из Collembola) отсутствует трахейная система и газообмен осуществляется исключительно через кожные покровы, что, конечно, возможно только благодаря их малой величине и жизни в увлажненных местах (в почве или поверхностной растительной подстилке). Кислород может диффундировать только через влажные перепонки.

Значительные морфологические приспособления насекомых к жизни в почве связаны с их способами передвижения (Гиляров, 1949 и др.). Не отмечены специфические особенности в этом отношении только у мелких форм, использующих для передвижения почвенные скважины. Крупные насекомые, также часто использующие скважины почвы, имеют вытянутую форму тела, таковы личинки Diptera, проволочные черви (рис. 84); личинки чернотелок, личинки жуков пыльцеедов (Alleculidae) и др. У многих насекомых, использующих для передвижения промежутки между почвен-

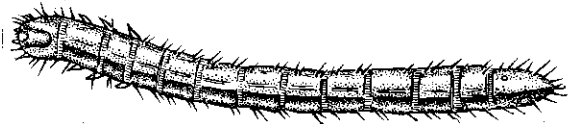


Рис. 84. Проволочный червь *Agriotes spurator* L.  
(по Знаменскому)

ными частицами, развивается дополнительная поверхностная (ложная) членистость, придающая их телу большую гибкость. У личинок жуков щелкунов родов *Cardiophorus* Esch. и *Horistonotus* Cand., например, тело с поверхности кажется расчлененным не на 12, а на 23—26, а у личинок мух сем. *Therevidae* — на 20 сегментов.

У некоторых сильно склеротизированных личинок почвенных насекомых, имеющих сильно вытянутую форму тела (у *Elateridae*, *Tenebrionidae*), повышение гибкости достигается также налеганием одного на другой сегментов тела, соединенных между собой эластичными кожными участками; под давлением полостной жидкости при сокращении мышц, соединяющих плевриты и стерниты, тело личинки удлиняется за счет освобождения эластичных перепон (Гиляров, 1949).

Взрослые насекомые, не живущие постоянно в почве, но часто зарывающиеся в нее или в навоз, хрущи (*Melolonthinae*), бронзовки (*Cetoniini*), навозники (*Copriini*), карапузики (*Histeridae*) и т. д., или роющие в земле норки, как жуки кравчики (*Lehrus* sp. sp. и др.), обычно имеют передние ноги копательного типа, с расширенными, зубчатыми голеними. Иногда имеются такие ноги не только у взрослых насекомых, но и у личинок, большую часть жизни проводящих в почве, как, например, у медведок (*Gryllotalpa* sp. sp.).

Часто у копающих насекомых уплощается, расширяется и приобретает зубцы передний край головы, как у многих жуков навозников, чрезвычайно резко это выражено, например, у священного скарабея (*Scarabeus sacer* L.) или гигантского копра (*Homalocoprissus* Fisch.). У таких насекомых в копании участвуют не только ноги, но и голова.

Копательные ноги обычно приспособлены и к подтягиванию тела насекомого вперед, путем укрепления их на стенках проделанного почвенного хода. Очень наглядно это выражено у медведок.

Для большинства почвенных насекомых характерно наличие на поверхности отдельных участков тела щетинок, шипиков, бугорков, выростов, позволяющих им удерживаться о стенки проделываемых ими ходов в почве и для подтягивания тела при продвижении по этим ходам. Такую роль выполняют, например, щетинки на концевом стерните брюшка и тергитах груди у личинок пластинчатоусых жуков, бугорки и шипы на заднем конце тела у личинок *Muscidae* и *Tipulidae*, такова роль крепких зубцов, шипов и выростов на последнем сегменте тела личинок жуков родов *Carabus* L., *Calosoma* Web., личинок некоторых щелкунов (например, рода *Melanotus* Esch.), личинок чернотелок и многих других насекомых.

У почвенных личинок многих жуков на девятом стерните брюшка развит особый вырост, называемый подталкивателем или подпоркой, особенно ярко выраженный у чернотелок (*Tenebrionidae*) и многих жуков (*Carabidae*) (Берлезе, 1909; Снотграсс, 1931; Гиляров, 1949).

У многих проволочных червей на девятом сегменте брюшка развиты очень характерные парные, чаще загнутые кверху, сильно склеротизированные, несущие зубцы, концевые образования, называемые урогомфами, которые несут не только опорные функции, но служат и для отгребания частичек почвы при передвижении личинок.

Наличие подобных образований на конце тела, выполняющих роль опоры, характерно и для личинок многих насекомых, ведущих наземный образ жизни, но уходящих для окукливания в почву, как, например, для личинок жуков семейств *Phalacridae*, *Nitidulidae*.

У проволочных червей верхняя губа редуцирована и не выдается из-под наличника, что вызвано особенностями их передвижения: они головой «таранят» (последовательно ударяют) почву; в этих условиях верхняя губа могла бы быть обломлена. У личинок чернотелок и пыльцеедов, габитуально похожих на проволочных червей, голова не участвует в рыхлении почвы (эти

функции выполняет у них первая пара ног) и верхняя губа нормально развита. В связи с особенностями передвижения проволочных червей в почве, в передней нижней части головы их развивается сильно склеротизированный вырост, называемый назале (nasale) (Гиляров, 1949).

Очень распространенная среди почвенных личинок жуков долгоносиков (Curculionidae), пластинчатоусых жуков (Scarabaeidae) и некоторых других насекомых С-образно изогнутая форма тела приспособлена к особенностям их передвижения. Брюшной сегмент личинок при этом подгибается и упирается в стенку проделываемого в почве хода, а тергиты груди — в стенку противоположной стороны, при этом закреплению помогают находящиеся в соответствующих местах шипики и щетинки. Частицы почвы, находящиеся на пути движения личинки, отгрызаются верхними челюстями, а движениями головы они отгребаются назад, еще дальше эти частицы отодвигаются назад движениями ног. После этого тело личинки выпрямляется путем волнообразного сокращения мускулатуры от заднего конца тела к переднему, затем личинка снова подгибает задний конец тела и начинает разрыхлять почву верхними челюстями. При продвижении по проделанному ходу личинка укрепляется в ходе при помощи щетинок на передних тергитах и затем при помощи ног подтягивает задний конец тела. Гиляров (1949) преимущество С-образной формы объясняет тем, что при такой форме в прокладке хода в почве используется вся вентральная мускулатура тела.

С-образная форма тела характерна и для личинок долгоносиков, которые развиваются вне почвы, но зарываются в нее для окукливания (виды родов *Anthonomus* Germ., *Ceuthorrhynchus* Germ. и др.).

Некоторые почвенные насекомые передвигаются в почве путем расширения имеющихся скважин и раздвигания рыхлых частиц почвы, например, личинки долгоножек (Tipulidae) и личинки мух (Muscidae). Такой способ передвижения повел к образованию клиновидной, или более или менее утонченной впереди, формы тела с приспособлениями на заднем и переднем концах тела для закрепления на стенках почвенного хода. Движение начинается с укрепления заднего конца тела,

затем при помощи мускулатуры тело удлиняется, втыкается в скважину или рыхлую почву передним концом, который закрепляется при помощи ротовых крючков, потом задний конец тела подтягивается вперед.

Насекомые, использующие для передвижения в почве трещины, полости и каналы, превышающие толщину их тела (например ходы, проделанные другими насекомыми, или пустоты, сохранившиеся от корней растений), имеют камподеовидную форму, характеризующуюся прямым, не согнутым телом, более широким в передней части, длинными бегательными ногами, часто также крупной головой. Камподеовидные личинки свойственны, например, жужелицам (Carabidae), хищникам Staphylinidae, хищным сетчатокрылым (Neuroptera); камподеовидны триунгулины маек (*Meloe* sp. sp.), нарывников (*Mylabris* sp. sp.) и шпанок (*Epicauta* sp. sp.). Такие насекомые по пустотам в почве способны к быстрому передвижению.

Из физиологических особенностей насекомых, связанных с жизнью в почве, можно указать на гораздо более высокую их чувствительность по отношению к недостатку влажности, по сравнению с насекомыми, живущими над поверхностью почвы. Так, например, при относительной влажности воздуха в 30% жужелицы подрода *Pterostichus* Bon. через 22 ч погибают (Шелфорд, 1913), при той же относительной влажности ногохвостки *Isotoma viridis* Bourl. погибают в 30 мин (Дэвис, 1928); для проволочных червей рода *Agriotes* Esch. губительна относительная влажность воздуха даже в 92% (Лангебух, 1932, 1933).

Более крупные личинки почвенных насекомых при дефиците влажности выживают более долгое время, чем мелкие. Так, например, личинки хруща *Anisoplia segetum* Hbst. длиной в 10—18 мм при температуре в 18—23° С погибли в опытах Гилярова (Гиляров, 1937) на 50% на воздухе через 4 ч, личинки того же вида длиной 19—22 мм на 50% погибли только через 30 ч.; личинки навозника *Pentodon idiota* Hbst. длиной 44—52 мм — через 96 ч, а личинки жука носорога (*Oryctes nasicornis* L.) длиной 68—74 мм — через 132—144 ч. Скорость гибели почвенных насекомых от высыхания зависит от степени дефицита влажности воздуха, как



это установлено, например, в отношении проволочных червей *Agriotes lineatus* L. и *A. obscurus* L.

Все это объясняется, конечно, вышеуказанной высокой проницаемостью кутикулы для воды и, следовательно, высоким испарением через кожные покровы при дефиците воздушной влаги. Оптимальная влажность для жизни разных видов почвенных насекомых (а надо думать, иногда, и для различных их возрастов) не одинакова; не одинакова она и при разных температурах (Принц и Бобинская, 1936 и др.), но по сравнению с насекомыми, живущими над поверхностью почвы, она очень велика. Для проволочных червей (*Elateridae*) влажность воздуха между частицами почвы в 100% является часто оптимальной. Согласно Фидлеру (1936), существует корреляция между оптимальной влажностью и механической структурой почвы.

В связи с потребностью почвенных насекомых к высокой влажности им (по крайней мере большинству из них) свойствен, даже при сравнительно высокой влажности, положительный гигротаксис. Это доказано как многочисленными наблюдениями в природе, так и в специальных экспериментах. В опытах Лиса (1943), например, проволочные черви рода *Agriotes* Esch. реагировали даже на разность во влажности воздуха в 0,5%.

В качестве физиологического приспособления к недостаточной влажности среды почвенным насекомым свойственна более или менее высокая абсорбция влаги из воздуха и из почвы, причем содержание воды в организме повышается. Яйца хрущей (*Melolonthinae*) в почве набухают от всасывания воды при контакте с почвой, что является необходимым условием для их эмбрионального развития. Набухают, всасывая влагу из окружающей почвы, также проволочные черви (Космачевский, 1954 и др.).

При дефиците влажности почвенные насекомые используют метаболическую воду, как это указывалось в главе 7 в отношении насекомых, обитающих и на поверхности почвы.

При поглощении воды в насыщенной влагой почве насекомые, как уже упоминалось, интенсивно выводят ее при помощи экскреторных органов, а обилие капель-

ной или гравитационной воды в местах обитания почвенных насекомых, при невозможности ее своевременного удаления из организма и невозможности их ухода в ненасыщенные влагой горизонты, ведет к их массовой гибели.

Кроме уменьшения концентрации веществ в полостных и тканевых жидкостях тела избытком воды, при заполнении промежутков между частицами почвы, водой вытесняется воздух, необходимый для дыхания почвенных насекомых. Вода, заполняющая отдельные промежутки между частицами почвы, может и не достигая полостей, в которых находятся личинки почвенных насекомых, повести к их удушью, так как она прекращает или затрудняет поступление в эти полости новых порций воздуха.

В связи с этим в практике сельскохозяйственной энтомологии рекомендованы даже для борьбы с почвенными вредными насекомыми в определенных условиях обильные поливы или затопления водой полей и огородов (Щеголев, 1938 и др.).

Однако некоторые почвенные насекомые при низких температурах могут выносить затопление водой очень длительное время. Так, например, согласно Крышталю (1936), личинки жуков щелкунов *Agriotes* Esch. и *Athous* Esch. при температуре до 10° С легко выносят затопление до 40 дней, но в массе погибают при весенних разливах реки при температурах в 17—20° С.

Это зависит от вышеупомянутой способности почвенных насекомых к кожному дыханию, причем, как показали Френкель и Герфорд (1938) и Гиляров (1949), может использоваться не только атмосферный воздух, но в известной мере и воздух, растворенный в воде. В опытах Гилярова проволочные черви *Agriotes* Esch. в кипяченой воде погибали в первые же сутки, а в водопроводной на 90% продолжали жить и через 4 суток. Френкель и Герфорд установили, что личинки *Tenebrio molitor* L. из насыщенной кислородом воды извлекали до 20% кислорода, нормально потребляемого ими при воздушном дыхании. При более высокой температуре потребность насекомых в кислороде больше, поэтому при низких температурах они в большей мере могут удовлетворить свои потребности, извлекая кислород из воздуха, растворенного в воде.

Более или менее интенсивное кожное дыхание почвенных насекомых может рассматриваться как физиологическое приспособление к условиям их жизни.

У щетинохвостки *Lepisma saccharina* L. дыхательный коэффициент варьирует в зависимости от влажности атмосферы, увеличиваясь в сухом воздухе (Линдсей, 1939). У куколок насекомых, особенно у куколок свободных (рара libera), ложных коконов двукрылых (рара coarctata) и, отчасти, куколок покрытых (рара obtecta), для большинства из которых типично нахождение именно в почве (Гиляров, 1944; Кожанчиков, 1946), где могут создаваться затруднения с доступом кислорода, наблюдается пониженный дыхательный коэффициент и усиленное потребление жира для энергетических расходов. Это доказано, например, для ложных коконов мясной мухи (*Calliphora erythrocephala* Mg.), для куколок японского жука (*Popillia japonica* Newm.) и т. д.

В одной из предыдущих глав уже говорилось о возможности для некоторых насекомых анаэробного существования с преобладанием жирового метаболизма. В опытах Фидлера (1936) личинки хрущика *Serica brunnea* L. жили при температуре 5° С 5—8 дней в атмосфере, насыщенной углекислым газом; личинки июньского хруща (*Amphimallon solstitiale* L.) в опытах Кожанчикова (1946) жили без кислорода при 20° С около суток и при 2° С более недели; личинки проволочного червя *Agriotes* Esch. у Гилярова жили в колбах с углекислым газом более суток (1949). Портье и Порзи (1926) высказали предложение, что большинство почвенных насекомых может переносить высокое содержание углекислоты и способно к временному анаэробному существованию.

Осмотическое давление гемолимфы и тканевых жидкостей почвенных насекомых очень варьирует в зависимости от концентрации солей в почвенных растворах. Чем выше водопроницаемость кожных покровов насекомых, тем ниже, как правило, концентрация солей в их гемолимфе. Это обуславливает высокую приспособляемость насекомых к химизму почвы. Как показали Лангенбух (1933, 1934) и Субклев (1934), только очень высокие концентрации хлористого калия приводят к гибели проволочных червей. Вносимые в почвы полей минеральные удобрения в обычных для сельского хозяйства

нормах ведут к частичной гибели популяций проволочных червей (Овчинникова, 1960), но некоторые виды легко их выдерживают (Субклев, 1938; Кинг, 1933), хотя удобрения, нарушая нормальную для насекомых среду обитания, создавая ненормальную концентрацию солей в их гемолимфе, не могут не действовать на насекомых отрицательно.

Специальные исследования в области сельскохозяйственной энтомологии показали полезность в борьбе с почвенными вредителями, и в том числе с проволочными червями минеральных удобрений. Наибольшие положительные результаты в борьбе с проволочными червями были получены от аммиакосодержащих солей — аммиачной селитры или сульфата аммония, обезвоживающих тело червей (Пятницкий, Овчинникова, 1960).

Важно подчеркнуть приспособляемость почвенных насекомых к обычным в природе для них или иных почв колебаниям концентрации почвенных растворов.

В почвах, как правило, находится большое количество различных разлагающихся органических веществ. Метаболизм многих почвенных насекомых приспособлен в связи с этим к сапрофагии и копрофагии. Копрофагия особенно характерна для жуков навозников и их личинок (Coprini). Сапрофаги и потребители микроорганизмов, развивающихся в разлагающихся органических остатках, это по преимуществу все почвенные Arterugogena, что установлено, например, для ногохвосток и щетинохвосток. Сапрофагами являются также личинки жуков бронзовок (Cetoniini), это установлено, в частности, для *Epicometis turanica* Rtt., *Oxythyrea cinctella* Schaum., *Potosia turkestanica* Kraatz., *P. agglomerata* Sols.

Многие личинки бронзовок способны также к копрофагии, как, например, *Potosia marginicollis* Pall. (Яхонтов, 1953). К сапрофагии способно и большинство почвенных насекомых, питающихся также живыми растительными тканями, причем у почвенных насекомых отмечаются различные степени перехода от сапрофагии к фитофагии. Преимущественные сапрофаги, например, личинки хрущей рода *Anisoplia* Serv.; личинки хрущей родов *Amphimallon* Berth., *Melolontha* F., *Polyphylla* Harr. являются сапрофагами в младших возрастах (Плотников, 1926; Бехметьева, 1957), но хрущи эти способны к сапрофагии и в старших личиночных воз-

растах. Личинки жуков щелкунов в основном фитофаги. Некоторые авторы полагали даже, что они питаются исключительно живыми растительными тканями (Зорауер, 1928), но способность и их к сапрофагии доказана специальными опытами (опыты ставились с личинками *Agriotes spurator* L. и *A. gurgistanus* Fald.) (Гиляров, 1949) и наблюдениями над *A. lineatus* L. и *A. obscurus* L. (Субклев, 1934). К сапрофагии способны также растительноядные почвенные личинки Diptera, как, например, долгоножки *Tipula paludosa* Mg. и ростковой мухи (*Chortophila florilega* Zett.).

Из физиологических особенностей насекомых, имеющих камподеовидную форму тела, свободно передвигающихся по почвенным скважинам и пустотам, а также между камнями, в трещинах скал и между растительными остатками, отмечена чувствительная функция членистых церков (придатков 11 тергита брюшка) и членистых придатков 9-го тергита брюшка (иногда называемых также церками или псевдоцерками).

Чувствительные церки свойственны большинству Apterygogenea. Чувствительные придатки 9-го тергита брюшка имеются, например, у эмбий (Embiodea), у тараканов (Blattodea), личинок некоторых жужелиц (Carabidae), в частности, видов родов *Chlaenius* Bon., *Catascopus* Kirby. При обитании родственных видов насекомых на поверхности почвы гомологичные образования утрачивают членистость, сильно склеротизируются и чувствительных функций не несут, являясь преимущественно защитными органами (например, у личинок жужелиц рода *Carabus* Heyd.). У почвенных насекомых, активно прокладывающих ходы в почве, а не держащихся в свободных полостях, эти образования также не являются чувствительными органами, а органами опоры или защиты, таковы, например церки двухвосток сем. Jarigiidae, или парные придатки брюшка ухверток (Dermaptera) и урогомфы проволочных червей (Elateridae).

Важность наличия сзади тела органов чувств, аналогичных органам, расположенным на усиках, у насекомых, продвигающихся по узким щелям и почвенным ходам, где они не могут быстро повернуться, особенно если возникнет необходимость движения в обратном направлении (из-за наличия впереди хищника, или механического препятствия для дальнейшего движения

и т. д.), очевидна (Гиляров, 1949 г.). Насекомые, имеющие чувствительные придатки на конце брюшка, все, действительно, способны к движениям не только вперед, но и назад.

В отношении обонятельных функций у почвенных насекомых, по крайней мере у личинок жуков щелкунов (Elateridae), отмечено, что они воспринимают только химические раздражения от веществ, находящихся в почвенных растворах, запахи же в воздухе ими не воспринимаются (Гиляров, 1949).

Особенности поведения насекомых, связанные с жизнью в почве, проявляются в их вертикальных перемещениях на глубину, наиболее отвечающую их потребностям к температуре, влажности, аэрации, химизму почвы. О самих способах передвижения в зависимости от морфологических особенностей почвенных насекомых уже говорилось ранее.

В главе 6 приводились примеры сезонных и суточных перемещений почвенных насекомых в зависимости от подъемов и падений температуры (см. рис. 22). Очевидно, в связи с возможностью перемещений стоит и выявленное Пайн (1928) небольшое по сравнению с насекомыми, обитающими над поверхностью почвы, изменение их холодостойкости в различные сезоны; более же холодостойкие почвенные насекомые, как, например, проволочный червь *Melanotus communis* Gyll., глубоких миграций на зимовку не совершают (Мейл, 1930).

Выше уже говорилось, что даже многие насекомые, обитающие в теплое время года вне почвы, также уходят на зимовку в почву или растительные остатки на ее поверхности, где они лучше защищены от вымерзания, или укрываются здесь при увеличении температуры воздуха выше оптимальной для них. Глубина залегания насекомых на зимовку в почвах разного типа находится в зависимости от гигротермического и газового режима, а также плотности этих почв, что специально подвергалось изучению, например, у колорадского картофеля жука в Закарпатской области Украины, в Польше, Венгрии, ГДР (Ушатинская, Козаржевская, 1962; Венгерек, 1959; Пекарчик, 1959 и др.).

При пересыхании верхних почвенных слоев насекомые обычно мигрируют в более глубокие почвенные слои. На некоторой глубине в почве почти всегда име-

ется достаточно высокая влажность. Даже в песчаных барханах пустынь на небольшой глубине находится влажный слой, что объясняется конденсацией влаги из воздуха.

Так, например, проволочные черви *Agriotes meticulosus* Cand., *Melanotus avitus* Cand., *Pleonomus tereticollis* Mén. во влажной почве держатся в верхних слоях, просыхание же почвы стимулирует их передвижение вглубь на полметра и глубже, то же наблюдается у личинок усача *Prionus turkestanicus* Sem. и многих других насекомых. Т. Г. Григорьева (1962) отметила, что в сухих степях Волгоградской области многие почвенные насекомые после уборки пшеницы в пересыхающей почве мигрируют вглубь: жужелицы *Amara* Вон., *Pseudophonus* Motsch., *Microlestes* Schm. — до 50 см, личинки щелкуна *A. spurator* L. и жуков Staphylinidae — до 80 см, пшеничного трипса (*Haplothrips tritici* Kurd.) — до 90 см, а личинки мух и долгоносиков еще глубже. М. С. Гиляров (1949), специально изучавший миграцию насекомых, считает это свойством большинства почвенных насекомых, причем сезонные вертикальные миграции могут иногда наследственно закрепляться и искусственное изменение условий влажности, в последнем случае, не изменяет унаследованных особенностей; например, в Средней Азии июньские миграции личинок щелкуна усачевидного (*Pleonomus tereticollis* Mén.) в глубь почвы наблюдаются даже на поливных землях.

Большинству почвенных насекомых при недостатке влаги свойствен геотаксис. Поэтому, если поставить их искусственно в такие условия, когда дефицит влаги в разных направлениях будет одинаковым, они все-таки будут мигрировать вниз, как это было установлено, например, для проволочных червей *A. spurator* L., *A. gurgistanus* Fald., личинок навозника *Pentodon idiota* Hbst., личинок хрущей *Anisoplia austriaca* Hbst., *Amphimallon solstitialis* L. и личинок пыльцеда *Omophlus proteus* Kirsch.

Гидро- и геотаксис у насекомых оказываются сопряженными.

Уход в почву насекомых, обычно обитающих на ее поверхности, часто также стимулируется недостатком влажности воздуха. Так, например, зарываются в почву или прячутся под различные укрытия на ее поверхности

жуки чернотелки *Blaps lethifera* Marsh. и *B. halophila* Fisch. при снижении влажности приземных слоев воздуха ниже 50% (Старк, 1940).

Личинки большинства видов цикад пенниц развиваются на надземных частях растений, но в условиях сухости некоторые из них поселяются на корнях. Так, цикада *Vanduzeeia vestita*, развивающаяся в долине Миссисипи на стеблях растений, в сухих местах Колорадо живет в личиночной стадии в земле. В сухих местах Колорадо на подземных частях растений развивается также цикада *Aphrophora permutata* Uhler., тогда как другие виды этого рода в более влажных климатах живут на надземных частях (Болл, 1915).

Тля *Xerophilaphis scorzoneuræ* Mordv. на Украине, при высокой влажности воздуха после дождей, живет на листьях каучуконосных растений, в сухие же периоды обитает на их корнях (Гиляров, 1938).

Окукливание в почве многих насекомых, развивающихся в личиночной фазе на надземных частях растений, также связано с режимом влажности — в почве куколки лучше защищены от высыхания. Для защиты будущей куколки — неподвижной стадии развития — большинство как личинок почвенных насекомых, так и опускающихся для окукливания в почву личинок и гусениц насекомых, закончивших развитие на надземных частях растений, устраивает перед окукливанием почвенные пещерки (колыбельки) с уплотненными стенками, смазанными выделениями слюнных желез, мальпигиевых сосудов или экскрементами. Таковы колыбельки, в которых находятся куколки бабочек бражников (Sphingidae), совок (Noctuidae), пластинчатоусых жуков, чернотелок, щелкунов, долгоносиков (Curculionidae), жужелиц (Carabidae), усачей (Cerambycidae) и т. д. Дыхание куколок обеспечивает в колыбельках высокую влажность благодаря плотным стенкам колыбелек. Извлеченные из колыбелек куколки во многих случаях погибают от высыхания. Подобные же колыбельки некоторые почвенные насекомые устраивают и независимо от предстоящего окукливания, сохраняя необходимую им влажность в нужных местах; таковы, например, личинки пластинчатоусых жуков (Scarabaeidae) (Космачевский, 1959 и многие другие авторы).

Значение почвенных колыбелек не ограничивается

только созданием наиболее благоприятного для личинки или куколки режима влажности. Плотная колыбелька создает и более благоприятный температурный режим и обеспечивает лучшую защиту от хищников и паразитов. По-видимому, защитой от хищников объясняется и закрывание прорываемых почвенных ходов позади себя частицами почвы, свойственное почвенным личинкам жуков.

Многие гусеницы бабочек и некоторые личинки других насекомых, уходящие в почву на зимовку и окукливание, устраивают здесь более или менее плотные паутинные коконы. Это особенно характерно для огневков (*Pyralidae*), в том числе для серьезного вредителя — подсолнечной огневки (*Homoeosoma nebulella* Нб.); экологическое значение плотного паутинного кокона в почве, очевидно, в какой-то мере аналогично почвенным колыбелькам.

Приспособительное поведение обитающих в почве насекомых к недостатку влаги в почве сказывается не только в их перемещениях и устройстве земляных колыбелек и плотных коконов. При недостатке влаги в почве насекомые, способные как к сапрофагии, так и к фитофагии, в большей мере питаются живыми частями растений, получая воду в пищу; они сокращают при этом питание разлагающимися остатками. Почвенные вредители сельскохозяйственных растений по этой причине при сухой почве и в сухие сезоны имеют наибольшее отрицательное хозяйственное значение (Гиляров, 1937, 1949; Гиляров и Лукьянович, 1935; Овчинникова, 1960).

Поскольку только кожное дыхание почвенных насекомых, имеющих трахейную систему, не может на длительное время обеспечить их газообмен, а при затоплении вода занимает иногда все промежутки между частичками почвы и для них создается затруднение дыхания, они уходят в таких случаях в глубь почвы. Миграция в глубь почвы является, таким образом, не только приспособительным поведением к условиям избыточной влажности, но и приспособлением, связанным с дыханием. Некоторые почвенные насекомые, находившиеся в верхнем почвенном слое, выходят иногда при затруднении дыхания и на поверхность почвы; это отмечено нами, например, для гусениц подгрызающих

совок (*Agrotinae*) и для медведок *Gryllotalpa unispina* Sauss.

Подвижность почвенных насекомых в разных направлениях является ответом и на химизм почвы, в частности на степень ее кислотности. Способность передвижений на участки с предпочитаемой кислотностью констатируется, например, для личинок некоторых видов шелкоунов и хрущей (*Melolonthinae*), хотя в некоторых случаях это проявляется и не очень отчетливо (Принц, 1937; Мейл, 1932 и др.).

Свойства почвы, в частности ее плотность, влажность, механический состав, оказывают заметное влияние на почвенных насекомых также косвенным образом, обуславливая их заболеваемость, что конечно, отражается на их численности.

Так, например, Невкрыта (1957) установила, что заболевание свекловичного долгоносика (*Bothynoderes punctiventris* Germ.) грибной болезнью мюскардиной (*Sorospora uvella* Krass.) на 20—40% больше на плотных почвах, чем на более рыхлых. Развитию грибных заболеваний различных насекомых, как правило, благоприятствует высокая влажность почвы, особенно при высокой температуре.

Почва оказывает влияние также на насекомых, в ней не обитающих, и не только через действие ее на растения, являющиеся пищей этих насекомых или тех животных, которыми насекомые питаются, о чем упоминалось ранее. Большое значение имеет при этом рельеф поверхности и химический состав почвы, определяющие микроклимат различных участков. Известковые почвы, например, позволяют заходить далее на север некоторым теплолюбивым видам; таков, в частности, богомол *Mantis religiosa* L. Очень отличается энтомофауна ущелий, вершин южных и северных склонов в горах. Кокцинеллиды *Brumus octosignatus* Gebl. во второй половине лета находятся в Средней Азии исключительно на вершинах холмов, обдуваемых ветром, или на водораздельных гребнях невысоких хребтов (Яхонтов, 1950). Многие обитающие в горах виды саранчовых насекомых рода *Conophyma* Zub. занимают определенные склоны или ущелья. Петриобионты заселяют только каменистые участки, особенно с осыпями щебня (например, бабочки рода *Parnassius* Latr. и т. д.).

Конечно, все это косвенным образом может быть связано с растениями, весь биоценотический комплекс от растений не изолирован. В отношении прямых связей с растениями интересны следующие примеры влияния почвы на насекомых, в почве не обитающих. В. Н. Старк (1926) отметил в окрестностях Брянска, что на осинах (*Populus tremula* L.), растущих на известковой и мергелевой почвах, листоед *Melasma populi* L. не питается, но нападает на осины, растущие на песчаной и подзолистой почвах. Осины, растущие на известковых почвах, заселяются в окрестностях Брянска значительно меньшим числом видов вредных насекомых, чем осины, растущие на других почвах.

Клопы *Dysdercus cingulatus* F. повреждают в Индии *Hibiscus cannabinus* L. и псиллиды *Psylla isites* Buckt. — индго, растущие преимущественно на плотных почвах с плохой аэрацией.

В главе 10 говорилось, что некоторые насекомые, называемые вторичными вредителями, в том числе не связанные прямыми связями с почвой — короеды (Iridae), златки (Buprestidae) и др., нападают почти исключительно на ослабленные растения; от каких бы причин это ослабление не происходило. Недостаток питательных для растений веществ в почве, ее плохая аэрация, недостаточная влажность и т. п. в сильной степени могут ослаблять растения. В недостаточно орошаемых садах Узбекистана, например, косточковые плодовые деревья подвергаются значительному поражению заболонниками *Scolytus rugulosus* Ratz.

С другой стороны, некоторые насекомые заселяют, наоборот, более крепкие, пышно вегетирующие растения; таковы, например, на злаках хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus* L.) или толстоножки рода *Harmolita* Motsch.

Влияние самих насекомых на почву при их обилии очень велико, оно определяется их питанием и роющей деятельностью, имеют значение и их трупы.

Передвижениями в почве насекомые оказывают воздействие на ее аэрацию, структуру. Из приведенных в начале этой главы примеров численности насекомых в некоторых почвах и изложенных материалов о их частых миграциях, особенно миграциях вертикальных, становится ясным, что насекомые могут «перелопачивать»,

перемешивать почву, выносить ее частицы из более глубоких слоев в верхние горизонты и, наоборот, заносить ее частицы вглубь.

Димо (1916) установил, например, что в пустынных районах Советского Союза термиты (Isoptera) выносят к поверхности такое большое количество солоносного грунта, что вокруг термитников может расти только специфическая, свойственная солончакам растительность, или почва здесь совсем остается без растений. Термитический, водный и воздушный режим под влиянием деятельности термитов резко изменяется. В отношении влияния на водный, воздушный и термитический режим почвы подобна также деятельность муравьев (Formicidae), устраивающих свои муравейники в почве. В большинстве случаев роющая деятельность насекомых повышает аэрацию и изменяет структуру почвы в благоприятную для растительности сторону. По имеющимся подсчетам (Гиляров, 1959), вместе с другими беспозвоночными насекомые перемешивают верхние слои почвы на целинных участках на глубину до 10 см полностью за 5—6 лет.

Как указывалось выше, многие почвенные насекомые являются исключительными сапрофагами или копрофагами, большинству других также свойственно частичное питание органическими остатками. Насекомые — сапрофаги и частичные сапрофаги, копрофаги и некрофаги ускоряют разрушение органических остатков и благотворно влияют на процессы гумификации почвы, обогащают почву усваиваемыми растениями веществами.

Как показала работа Зражевского (1957), в лесостепи и в степных лесонасаждениях Украины опавшие листья деревьев превращаются в гумифицированную массу почти исключительно личинками двукрылых насекомых — видами родов *Bibio* Geoffr., *Neosciaria* Pett., *Scatopse* Geoffr. и др. Личинки *N. modesta* Staeg. у 8 пород деревьев полностью превращают листья в пороховидное гумифицированное вещество и у 10 пород листья съедаются личинками наполовину. В экскрементах личинок, питавшихся опавшими листьями остролистого клена, содержится около 10 мг аммиака и 8 мг нитратов на 100 г сухого вещества. В гумифицированной массе, в которую личинки превращают опавшие листья, обнаружена в ряде случаев значительная

прибавка азота по сравнению с содержанием его в опавших листьях. Ряд наблюдений, проведенных на Карпатах и в Полесье, а также специальные лабораторные работы привели к выводу, что при отсутствии почвенных беспозвоночных накопления гумусных веществ в лесной почве не происходит. Работа Курчевой в Курском заповеднике (1958) показала, что беспозвоночные в 5—6 раз ускоряют распад дубовой подстилки.

При большом количестве ногохвосток была отмечена их положительная роль в ускорении разложения органических остатков (Гандшин, 1925). Шелер (1891) подсчитал, что пара жуков способна преобразовать за год несколько кубических сантиметров почвы. Согласно Соудеку (1928), в лесной подстилке еловых лесов Чехословакии насекомые и клещи оставляют в течение года 450 см<sup>3</sup> компактной массы экскрементов на 1 м<sup>3</sup> почвы.

Некоторые авторы полагают, что роль почвенных насекомых в переработке почвы вполне подобна хорошо изученной, начиная еще с Дарвина, роли дождевых червей (Lumbricidae) (Кашкаров, 1933, 1945, Гиляров, 1949 и др.); это тем более обосновано, что питание некоторых почвенных насекомых, в частности личинок пластинчатоусых жуков, может осуществляться путем заглатывания почвы, подобно питанию дождевых червей. В свое время И. И. Мечников (1880) высказал такое убеждение конкретно в отношении личинок хлебного жука (*Anisoplia austriaca* Hbst.) для юга черноземной полосы СССР. Имея в виду вероятность аналогий в роли дождевых червей и почвенных насекомых, нельзя не упомянуть, что первые не только благотворно влияют на структуру, аэрацию и гумификацию почвы, но и обогащают ее биологически активными веществами, в частности ростовыми веществами группы В и другими биогенными стимуляторами (Зражевский, 1957; Гаврилов, 1962).

Санитарная роль некрофагов настолько велика, что это дало основание для известного афоризма Карла Линнея о том, что три мухи скорее уничтожат труп лошади, чем лев.

Что касается влияния почвенных насекомых на почву через их растительноядное питание, то оно, несомненно, очень велико, поскольку велико значение растений

для почвы. Общие взаимоотношения насекомых с растениями были уже освещены в главе 10. Здесь подчеркнем лишь имеющиеся данные о том, что личинки жуков долгоносиков рода *Sitona* Germ. влияют на почву не только тем, что повреждают бобовые растения, но и тем, что уничтожают азотсобирающие бактерии в клубеньках этих растений. В Средней Азии люцерна в весенний период иногда превращается долгоносиками рода *Sitona* Germ. из азотообогащающего почву растения в азотопотребляющее (Яхонтов, 1935; Алимджанов, 1950).

Несомненно, имеют значение для почвенных процессов и взаимоотношения насекомых между собой и с другими животными, в частности хищный образ жизни многих почвенных насекомых. В числе хищных есть и насекомые некоторых видов, уничтожающие очень полезных для плодородия почвы дождевых червей, как, например, некоторые жужелицы рода *Carabus* L. Характер этой роли насекомых более или менее ясен из материалов прошлой главы.

## Глава 13

### ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НАСЕКОМЫХ С ВОДНОЙ СРЕДОЙ

Видовой состав обитающих в водной среде насекомых. Жизненные формы водных насекомых. Абиотические и биотические факторы водной среды и приспособления к ним насекомых. Санитарная роль водных насекомых. Насекомые как индикаторы радиоактивного загрязнения водоемов.

С водной средой связаны многие виды 12 отрядов насекомых. Преимагинальные фазы всех видов в отрядах стрекоз (Odonata), поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera), вислокрылок (Megatoptera) и ручейников (Trichoptera) являются гидробионтами. В водной среде протекает развитие всех видов Hemiptera из семейств Pelagonidae, Monopychidae, Naucoridae, Belostomatidae, Nepidae, Notonectidae, Pleidae, Corixidae. Все жуки семейства плавунцов (Dytiscidae), большинство жуков семейства водолюбов (Hydrophilidae), все двукрылые семейства Tendipedidae, комаров (Culicidae), Melusinidae, Blepharoceridae также развиваются в водоемах.

В имагинальной фазе, однако, полностью не покидают водоемов лишь очень немногие виды насекомых; таковы, в частности, клопы семейства Arhelochiridae, из которых в СССР распространено только 9 видов. Взрослые насекомые многих видов все же держатся почти исключительно в воде или на ее поверхности, как, например, многие клопы семейств гребляков (Corixidae), водяных скорпионов (Nepidae), Naucoridae, гладышей (Notonectidae), палочковидных водомеров (Hydrometriidae), Veliidae, водомеров (Gerridae), жуки семейства

плавунчиков (Halipidae), плавунцов (Dytiscidae), вертячек (Gyrinidae), водолюбов (Hydrophilidae), некоторые долгоносики (Curculionidae) (в том числе серьезные вредители риса *Hydronomus sinuaticollis* Fst. и *Echinocnemus bipunctatus* Roel.), некоторые листоеды (Chrysomelidae) или из перепончатокрылых — наездники *Anaphes dytiscidarum* Rim. Kors. и *Prestwichia aquatica* Lubb.

Численность и плотность популяций водных насекомых иногда достигает колоссальных размеров. Любителям аквариума, заготавливающим корм для рыбок, хорошо известны, например, скопления в илистом дне водоемов красных личинок комаров дергунчиков (Tendipedidae), особенно вида *Tendipes plumosus* L., иногда называемые ими «мотылем». Эти скопления состоят из десятков и сотен тысяч особей. На Гавайских островах и в Мексике известны «дожди из клопов гребляков», которые представляют собой массовый выход из воды взрослых клопов этого семейства, особенно *Corisella mercenaria* Say. Клопы гребляки и их яйца транспортировались с конца прошлого столетия из Мексики для корма птиц и рыб бочками в Англию, причем каждая бочка содержала, по подсчетам Киркалди, около 250 млн. особей (Киркалди, 1907; Кириченко, 1940, 1951).

Среди водных насекомых выделяются следующие группы жизненных форм: супранектон; так, например, на поверхности воды держатся многие ногохвостки (Collembola), клопы водомерки (рис. 85) или жуки вертячки; здесь откладывают яйца поденки, веснянки, вислокрылки, комары, многие стрекозы, ручейники и др.; субнектон, в том числе формы, приуроченные к самому поверхностному слою воды по границе с атмосферой (нейстон), куда относятся, например, личинки и куколки многих Culicidae; в качестве активно плавающих в разных слоях воды насекомых уже приводились в 4 главе жуки плавунцы, таковы же жуки водолюбы, клопы гладыши и многие другие; планктон — в толще воды держатся, например, личинки многих видов комаров дергунчиков (Tendipedidae), некоторые личинки Culicidae; бентос — на дне водоемов обитают личинки некоторых стрекоз (*Gomphus flavipes* Charp., *Libellula depressa* L. и др.), личинки поденок, веснянок, жуков семейства Dryopidae, большинство комаров дергунчиков (Tendipedidae), Heleidae, ручейников и др.



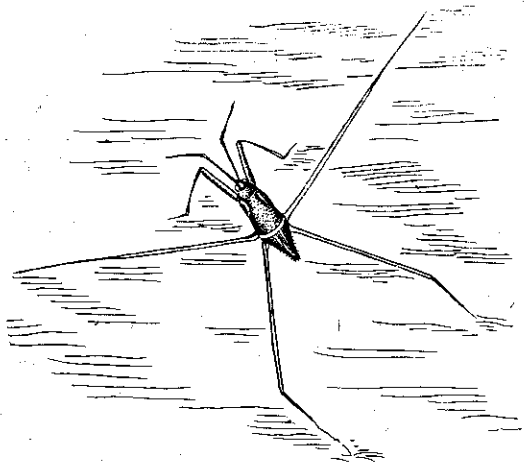


Рис. 85. Водомерка *Heterobates dohrandii* Bianchi (по Кириченко)

Некоторые водные насекомые приурочены к жизни на водных растениях, например, некоторые личинки ручейников, жуков трясинников (*Helodidae*), долгоносиков, большинства видов семейства мушек береговушек (*Ephydriidae*) и др.

Среди перепончатокрылых насекомых к гидробионтам принадлежат лишь немногие виды, все они являются паразитами других водных насекомых.

Выделение жизненных форм, приуроченных к различным слоям в толще воды, для многих видов не означает невозможность их перемещений в другие слои при тех или иных раздражениях, обусловленных воздействием среды. У бентических личинок некоторых комаров дергунчиков, некоторых поденок и клопов гребляков отмечены даже суточные миграции — подъем к поверхности воды в ночные часы (Мунди, 1959). Типично нейстические личинки комаров р. *Anopheles* Meig. при сильных колебаниях водной поверхности или при любых прикосновениях к ним ныряют, а после погружения вглубь некоторое время находятся в толще воды, подобно планктонным организмам (Беклемишев, 1949). Водные слои, в которых обнаруживаются насекомые, часто зависят и от фазы развития насекомых, например, куколки

бентических форм перед выходом имаго обычно поднимаются к поверхности; у комаров дергунчиков это наблюдается нередко одновременно в массовом количестве, как и у поденок.

Среди водных насекомых имеется значительное число эврибионтных видов, а некоторые из них, как, например, жук плавунец (*Dytiscus marginalis* L.), являются убикистами, но очень многие водные насекомые принадлежат к стенобионтам, обладая более или менее узким экологическим стандартом и малой экологической пластичностью. Есть среди водных насекомых такие виды, потребности к характеру водной среды у которых настолько определены, что они могут быть использованы даже как биологические показатели типа и зонального расположения водоемов.

Некоторые водные насекомые встречаются только в стоячих водах или водах с весьма незначительным течением; таковы, например, клопы — палочковидные водомерки, личинки жуков долгоносиков, жуков рода *Helophorus* F., личинки мух береговушек (*Ephydriidae*) и львинок (*Stratiomyidae*), личинки и куколки комаров. Другие насекомые, наоборот, заселяют лишь быстротекущие потоки, как некоторые веснянки, клопы семейства *Veliidae*, вертячка сумеречная (*Orectochilus villosus* Müll.), личинки жуков семейства *Dryopidae*, личинки мошек (*Simuliidae*).

По отношению к температуре воды большинство насекомых отличается значительной пластичностью (в зональных пределах климата), но некоторые виды, особенно обитающие в быстротекущих горных потоках, сколько-нибудь значительного нагревания воды не переносят, а есть и виды, обитающие лишь в очень холодной воде родников, например, личинки некоторых двукрылых из родов *Pericoma* Wlk. и *Liponeura*.

С другой стороны, среди водных насекомых отмечены виды, живущие только в очень теплых источниках; так в Румынии известен клоп *Mesovelvia thermalis* Horv., заселяющий в Семиградьи источники с температурой воды в 33° С (Кириченко, 1940), в горячих источниках живут также личинки некоторых видов *Tendipedidae* (Липина и Черновский, 1940).

Водные насекомые подавляющего большинства видов обитают в пресной воде, многие водные насекомые

легко приспосабливаются также к небольшой солоноватости воды, а личинки комаров рода *Anopheles* Mgn. при небольшой солоноватости воды (1—2‰) обладают даже повышенной жизненностью (Беклемишев, 1949). С солоноватой водой связаны личинки мухи береговушки *Erythra obscuripes* Beck. Куколки комара *A. maculipennis* L. выдерживают очень большую концентрацию солей (24,8‰). Отдельные виды насекомых заселяют морскую воду. Например, клопы водомерки подсемейства *Halobatinae*, встречающиеся в морях и океанах, удалялись от берегов за сотни и тысячи километров.

Большинство водных насекомых связано с водами нейтральной, слабо щелочной или слабо кислой реакции, но встречаются насекомые, как, например, личинки некоторых стрекоз и *Tendipedidae*, даже в торфяных водоемах, где pH равно 3,5—5,0.

Имеет значение количество и качество минеральных веществ не только в растворах, но и в виде взвесей. В мутных водах обитает сравнительно небольшое число видов насекомых, таковы, например, личинки галлицы *Liriope contaminata* L., комара *Tendipes plumosus* L. и некоторых поденок. Большинство же насекомых предпочитает держаться в прозрачной воде.

Некоторые промежуточные продукты распада органических веществ в воде вредны для насекомых, поэтому, как правило, они избегают мест с большим количеством гниющей коры, древесины, навоза и т. д., но, как упоминалось, даже на торфяных болотах обитают насекомые некоторых видов, заселяют участки с большим количеством органических остатков многие личинки *Tendipedidae*, некоторые ручейники рода *Limnophilus* Burm., что, несомненно, связано с их питанием и особенностями метаболизма. Загрязненная разлагающимися органическими остатками вода неблагоприятна для насекомых также из-за обеднения ее кислородом, но если при этом имеются вегетирующие зеленые растения, то выделение ими кислорода создает для насекомых более благоприятные условия. Кроме того, выделяемый растениями кислород значительно ускоряет разложение вредных органических веществ, а живые растения используют вредные азотистые продукты распада.

Значительное число бентических форм насекомых может обитать на различном грунте, но очень многие

виды более требовательны к грунту. Так, например, некоторые поденки из родов *Ephemera* L., *Palingenia* Burm., *Polymitarcys* Eat., личинки некоторых слепней (*Tabanidae*) занимают экологические ниши, характеризующиеся глинистым или плотно илистым дном; некоторые ручейники, особенно из семейств *Molannidae* и *Sericostomatidae*, держатся на песчаном грунте; многие личинки ручейников связаны с каменистым грунтом.

Роль света в жизни водных насекомых изучена еще чрезвычайно слабо, тем более, что световой режим водоемов очень своеобразен и зависит не только от глубины или мутности воды, но и от неравной степени поглощения различных световых лучей. Красные световые лучи, например, в значительно большей степени поглощаются, чем синие; лучи, падающие на поверхность воды под малым углом (в утренние и вечерние часы), полностью отражаются от поверхности. Наибольшее значение световой режим имеет для супранектических и субнектических форм и для обитателей мелководной прибрежной зоны. Личинки комара *Anopheles maculipennis* L., например, держатся в северном и умеренном климате обычно в наиболее освещенных участках. Однако для этого вида отчетливо выявляется действие правила зональной смены стадий — в Нижнем Поволжье, в Закавказье и в Средней Азии в наиболее жаркий период лета они держатся по преимуществу в затененных местах.

Солнечный свет имеет, несомненно, значительное косвенное влияние на жизнь насекомых, так как от него зависит развитие зеленых растений, а следовательно, и обогащение воды кислородом. Солнечное освещение, особенно в стоячих мелких водоемах, оказывает влияние также на температуру воды.

Биотические связи гидробионтных насекомых друг с другом и с другими водными организмами довольно разнохарактерны. Очень распространено у водных насекомых хищничество. Все стрекозы, например, все водные клопы, очень многие жуки, личинки комаров подсемейства *Chaoborinae* и многие другие являются хищниками. Они истребляют червей, ракообразных и особенно более мелких, чем сами, насекомых. Личинки стрекоз и водяные жуки нападают также на моллюсков, на икру и мальков рыб.

В свою очередь, на насекомых нападают пиявки, некоторые улитки (в частности *Limnaea palustris* Müll. и *L. ovata* Drap.), бокоплавы (Gammaridae), водяные пауки (в водах СССР особенно *Argyroneta aquatica* Cl., постоянно обитающий в воде), многие рыбы в течение всей жизни или в определенные сезоны и периоды развития питаются преимущественно насекомыми, истребляют водных насекомых амфибии.

Паразитизм среди водных насекомых распространен в очень ограниченной степени, но все водные перепончатокрылые являются паразитами других водных насекомых. На насекомых паразитируют гидры, черви, циклопы, водяные клещи и некоторые другие животные.

У водных насекомых отмечены бактериальные заболевания. С другой стороны, бактерии составляют основную пищу некоторых водных насекомых, в частности комаров Tendipedidae.

О взаимоотношениях насекомых с водными растениями отчасти уже было сказано выше. Здесь отмечаются те же категории закономерностей, которые уже были освещены в 10 главе. На водных растениях откладывают яйца многие насекомые, которые в личиночном состоянии могут и не иметь прямых связей с ними, таковы, например, некоторые стрекозы, вислоккрылки (Megaloptera), многие клопы и жуки.

Из адаптивных признаков строения насекомых, обусловленных особенностями обитания в водной среде, следует отметить прежде всего устройство их органов дыхания. У форм, свойственных биоценозам бентоса, и большинства других насекомых, не поднимающихся к поверхности воды, в частности у личинок стрекоз, поденок, веснянок, вислоккрылок, ручейников, сетчатокрылых, жуков вертячек (Gyrinidae), некоторых видов водюбов (Hydrophilidae), жуков семейства Dryopidae, трясинников (Helodidae), вислоккрылок, многих двукрылых, трахейная система замкнутая, лишенная стигм. Растворенный в воде воздух диффундирует через тонкие покровы трахеальных жабр и проводится затем к тканям тела через трахеальную систему. Углекислота выделяется через кожные покровы. Трахеальные жабры, снабженные трахейными капиллярами, имеют вид или тонких пластинок, или нитевидных, иногда разветвленных, выростов. Нитевидные жабры нередко бывают

собранны в пучки (рис. 86). Расположены жабры чаще всего по бокам или на конце брюшка, но у некоторых видов они имеются на голове около челюстей, у основания ног и в других местах тела, а у стрекоз подотряда Zygoptera роль трахеальных жабр выполняет внутренняя стенка прямой кишки.

Значительную роль играет у водных насекомых, и особенно у личинок младших возрастов, кожное дыхание, а многие ногохвостки (Collembola) вообще лишены трахейной системы; при их малом объеме газообмен у них полностью обеспечен поверхностью тела.

Водные насекомые, имеющие открытую трахейную систему, что свойственно многим супранектическим, субнектическим, нейстическим и активно плавающим в разных водных слоях формам, также имеют ряд морфологических особенностей, связанных с дыханием. Если такие насекомые не появляются над поверхностью воды, их стигмы, расположенные чаще на заднем или переднем конце тела, по мере надобности включаются в поверхностную пленку водоема и получают сообщение с водоемом, таковы, например, личинки клопов семейства Nepidae, комаров и некоторых жуков. У многих видов стигмы открываются не на плоской поверхности тела, а у основания кожной трубки (конец которой и прободает поверхностную пленку водоема), или на вершине этой трубки (рис. 87, 88, 89); у некоторых видов, как, например, у куколок двукрылых семейства Liripidae, эта дыхательная трубка очень длинна, и стигмы расположены на ее вершине (рис. 89).

Некоторые насекомые, обитающие на водных растениях, включают свои стигмы в воздухоносные ткани и полости растений, таковы, например, личинки водяного слоника (*Hydronomus sinuaticollis* Fst.) (Яхонтов, 1956), или они создают себе чехлики из частей растений и используют воздух, находящийся внутри чехлика, как гусеницы огневка рода *Nymphula* Schrk.

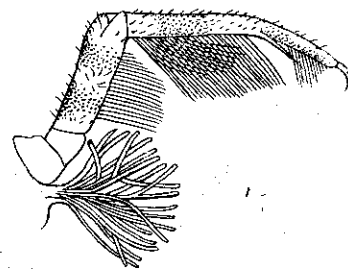


Рис. 86. Передняя нога поденки *Isonychia ignota* Walk. с пучком жаберных нитей у ее основания (по Шонемунду)

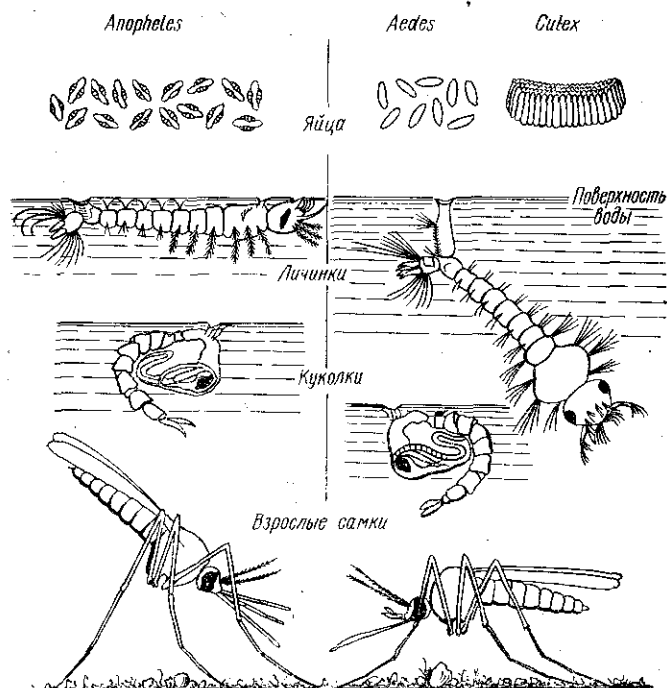


Рис. 87. Схема жизненного цикла комаров родов *Anopheles* Mgn., *Aedes* Mgn. и *Culex* L. Видны дыхательные трубки личинок и куколок (по Кларку)

Насекомые, выходящие из воды для возобновления или пополнения воздуха в трахеях, но способные очень долгое время находиться под водой, имеют различного рода приспособления для запасаania воздуха вне трахей. Чаще всего это пучки довольно длинных волосков, между которыми, при погружении в воду, близ стигм задерживаются обильные пузырьки воздуха (как у многих клопов и жуков). У других насекомых (жуки плавунчики, плавунцы, водолюбы) тергиты брюшка имеют вогнутую форму, стерниты же очень увеличиваются, и края их значительно выше тергитов; крылья и надкрылья в сложенном состоянии образуют кровлю над полостью, образованной вогнутыми тергитами. Плевриты с находящимися на них дыхательными отверстиями оказываются заключенными в воздушную камеру.

У водных личинок некоторых двукрылых, жуков и ручейников близ анального отверстия известны удлиненные втяжные кожные выросты, получившие название ректальных жабр. Эти выросты лишены обычных для трахеальных жабр трахейных разветвлений; предполагалось, что воздух, диффундирующий здесь, воспринимается непосредственно гемолимфой насекомых. За последнее время выявлено, что роль этих выростов сводится лишь к регулированию осмотического давления полостных жидкостей.

Постоянная жизнь в водной среде исключает возможность высыхания, в связи с этим у водных насекомых не раз-

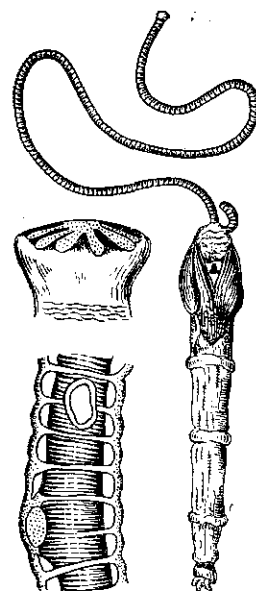


Рис. 89. Куколка рода *Ptychoptera* Mgn. с дыхательной трубкой и детали строения этой трубки (по Догелю)

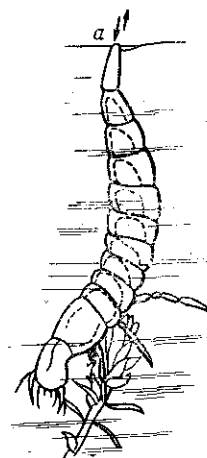


Рис. 88. Личинки плавунца *Dytiscus* L. (по Коршелъту):

a — вершина дыхательной трубки

вит липоидный слой кожных покровов. Отсутствие эпикутикулы увеличивает возможности кожного дыхания, а у многих насекомых при этом слабо развита и экзокутикула, особенно в области жаберных выростов. Полное отсутствие эпикутикулы доказано, например, у личинок комара дергунчика *Tendipes plumosus* L., ручейника *Limnophilus* sp., поденки *Cloeon dipterum* L. У личинок стрекоз, слепней (Tabanidae) и многих других, изученных в этом отношении водных насекомых, липоидная эпикутикула хотя и имеется, но редуцирована или развита далеко не по всей поверхности тела (Семенова, 1959; Семенова и Родионова, 1961). Постоянные обитатели

водоемов, будучи извлечены из воды, поэтому очень быстро высыхают. Особенно быстро вода теряется в организме насекомых с полным отсутствием эпикутанулярного слоя. Так, например, у личинки *T. plumosus* L. потеря воды через кожу происходит в 9 раз быстрее, чем у личинок стрекозы *Aeschna grandis* L. (Семенова и Родионова, 1961).

Адаптация к условиям жизни в воде у интенсивно движущихся видов особенно наглядно выражается в уплощенной или торпедообразной форме их тела и в строении ног. Торпедообразный габитус свойствен, например, клопам-гладышам (*Notonecta* L.), уплощенную форму имеют большинство водяных клопов и жуков. Уплощенная форма тела характерна также для видов, держащихся под камнями на дне водоемов, как, например, у личинок веснянок (Plecoptera).

У быстро плавающих в толще воды взрослых клопов и жуков задняя, а иногда и средняя пары ног с плоскими голеньями и лапками, так называемого плавательного типа (веслообразные *pedes natatorii*). Плоская плавательная поверхность таких ног обычно еще увеличивается густо сидящими по ребру ее длинными щетинками или волосками. Приспособление ног к плаванию у некоторых насекомых достигается одними только рядами густых волосков, без уплощения голеней и лапок, как, например, у личинки поденки *Isonychia ignota* Walk. (см. рис. 86). Плавающие в толще воды наездники *Anaphes dytiscidarum* Rim. Kors., *Caraprachus cinctus* Hal. и *C. reductus* Rim. Kors. в качестве гребных органов используют крылья.

У супранектических форм, быстро передвигающихся на поверхности воды, ноги удлиненные, бегательного типа (р. *cursorii*), как, например, у клопов водомерок (Gerridae) (см. рис. 85) и палочковидных водомерок (Hydrometridae), но характерные для поверхности водоемов жуки вертячки (Gyrinidae) не имеют бегательных ног, средние и задние ноги их плоские и широкие, приспособленные для ныряния, поэтому такие жуки могут лишь крутиться на поверхности воды, за что и получили свое название.

Форма тела обитателей или обычно удлиненная (например, у личинок Tipulidae, Tendipedidae и др.). Ноги у насекомых бентоса приспособлены для рытья (напри-

мер, у поденок родов *Ephemera* L., *Palingenia* Burm. и др., или для зацепления за дно водоема, чему служат особенно сильно развитые коготки на лапках, например, у личинок поденок, веснянок, стрекоз.

Насекомые, живущие в быстрых потоках, также обычно имеют сильно развитые коготки на лапках, если даже они держатся не на дне, а на растениях. Для насекомых быстрых вод характерной адаптивной особенностью является развитие присосок на различных частях тела для лучшей удерживаемости на подводных предметах. У личинок мошек (Simuliidae) такие присоски расположены снизу груди, мощные присоски имеются на груди и брюшке у личинок Blepharoceridae.

Отчетливые черты адаптации могут быть отмечены в строении водных насекомых по отношению к способу их питания. У клопов водяных скорпионов (сем. Nepidae), клопа *Kirkaldyia deyrollei* Vuill., жуков вертячек, являющихся хищниками, передние ноги хватательного типа (р. *raptatorii*), жертва при этом зажимается между бедром и голенью. Личинки стрекоз улавливают свою добычу при помощи сильно видоизмененной нижней губы — «маски», как об этом было упомянуто в 9 главе (см. рис. 57).

У личинок стрекоз ноги приспособлены лишь к сравнительно медленным движениям, схватывание же добычи на дне водоемов или растений обеспечивает у них быстрое толчкообразное движение при помощи прямой кишки. Сильно развитая мускулатура этого отдела кишечника открывает анальные заслонки и по наполнении кишки водой сжимает стенки кишки, благодаря чему вода быстро выбрасывается через анальное отверстие.

У хищных личинок комаров подсемейства Chaoborinae улавливание добычи производится при помощи палочкообразных усиков с мощными щетинками на концах.

У личинок малярийных комаров рода *Anopheles* Mgn. на верхней губе имеется особая щетка из щетинок, которая при питании личинок протистами, коловратками, мелкими водорослями, спорами и пылью растений, взвесью органического детрита, находящимися близ поверхности водоема или на поверхностной пленке воды, приводится в быстрое ритмическое движение (до 200 взмахов щетки в минуту). Это создает токи воды

вместе с находящимися в ней мелкими организмами или органическими частицами по направлению к ротовому отверстию личинки. Пища привлекается таким образом с площади до 8 см<sup>2</sup>. *A. maculipennis* L. может улавливать за сутки пищу с объема воды около 2000 мм<sup>3</sup> (Беклемишев, 1949).

Личинки жуков трясильников (Helodidae) «счесывают» детрит со дна водоемов при помощи густых мягких щетинок, образующих щеточку на верхних и нижних челюстях, и затем пищевой ком отжимается перед проглатыванием гребеночкой жестких щетинок на боковых выростах гипофаринкса (Бейер, 1952; Стриганова, 1961).

У насекомых планктона, в связи со спецификой их обитания, развиваются воздушные мешки — местные расширения трахейной системы, обеспечивающие гидростатическую уравновешенность и подвижность в толще воды (Мончадский, 1936, 1939, 1959), например, у личинок комаров рода *Mochlonyx* Lw. два таких мешка в груди и два в брюшке, у личинок рода *Cryophila* — два в груди и четыре в брюшке. Даже у личинок рода *Chaoborus* Licht., где трахейная система очень редуцирована, имеется по два воздушных мешка в груди и в брюшке, объем которых может изменяться в зависимости от температуры воды (Гелей, 1928).

У нейстических личинок комаров развиты приспособления для прикрепления к поверхностной пленке воды в виде особой стигмальной пластинки, плечевых лопастей и пальмовидных волосков, которые обладают способностью не смачиваться водой. Не смачивается водой также вся поверхность тела супранектических Collembola, которые могут совершать на водной поверхности такие же прыжки при помощи своей прыгательной вилки, как и почвенные виды этого отряда.

Черты морфологической адаптации насекомых к условиям жизни в воде отмечаются и в некоторых других отношениях: например, у более или менее уплощенных донных форм личинок поденок глаза расположены с верхней стороны головы, глаза супранектических взрослых жуков вертячек подразделены с расчетом видения не только над водой, но и вниз, под водой.

У личинок подсемейства Culicinae выявлено защитное значение многочисленных волосков на теле, кото-

рые образуют «зону предупреждения» о приближении хищников. Особенно развиты эти волоски у обитателей малых водоемов, как, например, у *Orthopodomyia* sp. и *Aedes alectorovi* Stack. (Мончадский, 1959).

Прозрачный, водянистый цвет, очень распространенный среди личинок водных двукрылых, также может иметь адаптивное значение, позволяя легче уцелеть от хищников, а хищникам приблизиться к своей жертве.

Особенности приспособительного к условиям жизни поведения водных насекомых, кроме связанных с вышеописанными морфологическими признаками, изучены пока еще чрезвычайно слабо.

Несомненно, приспособительное значение имеют вышеупомянутые передвижения водных насекомых в зависимости от освещения. Для донных личинок веснянок при неподвижной воде характерны особые ритмические движения, причем тело личинки приподнимается над субстратом и затем опускается на прежнее место. Так как такие ритмические движения в текущей воде и при низких температурах не наблюдаются, а особенно активно совершаются они у стеноксильобионтов, нуждающихся в большом количестве кислорода, в частности у веснянок родов *Perlodes* Bancs., *Taeniopteryx* Pictet., и некоторых Nepidae, то полагают, что они служат для обновления воды вокруг личинок (Лепнева, 1940). Такое же значение имеют, вероятно, быстрые движения личинок тех ручейников, например, *Neureclipsis bimaculata* Mc. Lach., которые живут внутри неподвижных чехликов.

Нейстические формы личинок комаров при приближении хищника обычно быстро опускаются в глубь водоема. Как приспособление для защиты от хищников может, очевидно, рассматриваться рытье норок, распространенное у многих насекомых бентоса, например, у личинок поденок семейств Ephemeridae, Ephoronidae, Palingeniidae. Такое же значение может иметь и зарывание в грунт, свойственное, например, личинкам Tendipedidae, многим Limoniidae и др., или укрывание под камнями и другими предметами на дне, как у личинок веснянок.

Подавляющее большинство личинок ручейников строит себе из песчинок, раковин или частей растений

трубчатые или иной формы чехлики, которые, несомненно, способны защитить их от мелких хищников, а перед окукливанием такие чехлики создаются всеми ручейниками без исключения.

Из физиологических особенностей, связанных с жизнью насекомых в воде, следует подчеркнуть интенсивную работу мальпигиевых сосудов, выводящих из организма избыток воды. Концентрация солей в полостных жидкостях водных насекомых (за немногими исключениями обитателей морей) выше, чем в окружающей воде. При отсутствии водонепроницаемой липоидной оболочки кожных покровов происходит постоянное проникновение воды в их тело. Избыток воды активно удаляется системой мальпигиевых сосудов, что довольно хорошо изучено на примере личинок малярийных комаров (Беклемишев, 1949 и др.).

Очень распространены среди насекомых, откладывающих яйца в воду, специфические секреты придаточных желез половой системы. Яйца покрываются при их откладке выделениями, которые в воде разбухают и образуют студенистые тяжи или комки. Это характерно для некоторых стрекоз, например, для *Gomphus flavipes* Charp., поденок, ручейников, а у жуков водолюбов (*Hydrophilidae*) яйца откладываются заключенными в особую оболочку, получившую название «яйцевого кокона». Выделения, которыми покрыты яйца, в какой-то мере защищают их от неблагоприятных погодных условий, механических повреждений и возможно от паразитов и хищников.

Конечно, насекомые гидробионты, живущие в совершенно иных условиях физической среды, по сравнению с наземными формами, должны обладать и своим специфическим характером метаболизма. Но среди некоторых почвенных насекомых отмечаются многочисленные черты сходства с водными (Гиляров, 1959). Из них особенно заслуживает внимания недоразвитие у многих почвенных насекомых эпикутанулярного слоя кожных покровов, что приближает их к водным насекомым. Естественно, что это свойственно тем почвенным формам, которые живут во влажной среде и не нуждаются в защите от высыхания. У таких почвенных форм не развивается и запирающий аппарат дыхалец, свойственный насекомым воздушной среды.

У наземных насекомых экскреты в виде мочевой кислоты и уратов в мальпигиевых сосудах выпадают при малой концентрации растворов. Избыточная вода затем всасывается стенками нижних отделов сосудов и задней кишки. Экскреты, смешанные с экскрементами, удаляются из организма в более или менее сухом состоянии; избыток же воды поглощается из экскрементов при помощи так называемых ректальных желез. Так как в водной среде для организма насекомых важно не сохранение влаги, а, наоборот, удаление ее избытков, экскреты удаляются в виде легко растворимых аммиака и мочевины, адсорбции же воды в задней кишке или мальпигиевых сосудах не происходит. Такая же картина наблюдается и у почвенных насекомых, живущих во влажной среде.

Для водных и некоторых почвенных форм не имеет значения и накопление резервных жировых веществ для продуцирования при окислении метаболической воды, о которой говорилось в 7 главе.

Черты физиологического и связанного с ними морфологического сходства между водными и некоторыми почвенными формами насекомых рассматриваются в настоящее время, как закономерности перехода насекомых от водного к наземному образу жизни (Гиляров, 1959). Но при этом следует иметь в виду, что все живущие сейчас в воде насекомые уже вторично связаны с водной стихией, от водного к наземному образу жизни перешли их далекие предки.

Заканчивая настоящую главу, необходимо указать, что водные насекомые, как и почвенные и наземные, играют ощутительную санитарную роль. Еще Реомюр в свое время экспериментально установил, что вода, в которой насекомые отсутствуют, загнивает значительно быстрее, чем при их наличии (Холодковский, 1927). Значение насекомых гидробионтов в биогенном кругообороте в природе подобно роли насекомых на суше, а рыхление дна водоемов бентическими формами обеспечивает доступ кислорода в более глубокие слои, как и роющая деятельность почвенных насекомых, но захватывает значительно меньшую толщу, чем у последних.

За последние годы установлено, что насекомые (в частности, личинки ручейника *Halesus interpunctatus* Zett.) аккумулируют в водоемах радиоактивные изотопы.

В тканях их тела вступают в крепкие связи важные в практическом отношении долгоживущие продукты деления урана — стронций-90 и цезий-137 (Гецова и Волкова, 1961).

Личинки и имаго насекомых могут служить удобными индикаторами радиоактивных загрязнений водоемов (Переделский и Богатырев, 1959).

## Глава 14

### ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА НАСЕКОМЫХ

*Перестройка природных биоценозов под влиянием человека. Формирование вторичных биоценозов. Изменение ареалов и численности насекомых под влиянием хозяйственной деятельности человека. Синантропные насекомые и их значение в жизни человека. Насекомые как переносчики эпидемических заболеваний. Борьба с вредными насекомыми и растительный карантин. Полезные насекомые, их охрана, интродукция, селекция и разведение. Приспособление насекомых к жизнедеятельности человека.*

Человек своей деятельностью вызывает глубокие изменения природных комплексов. Изменение природы человеком создает в любом биоценоотическом комплексе условия, неблагоприятные для размножения одних видов и процветания других. Между видами создаются новые численные отношения, пищевые цепи перестраиваются, возникают приспособления, необходимые для существования организмов в измененной среде.

Введение посевов и посадок культурных растений и раскорчевка для этого лесных участков или распашка целины создают на освоенных участках совершенно новую среду обитания для насекомых и приводят к гибели многих из них. Почвенные условия в результате вспашки, боронования, поливов, внесения минеральных и органических удобрений, осушения болот и других мероприятий коренным образом изменяются; сорные растения, к которым приурочены многие виды насекомых, искореняются. Распашка целины, уничтожение или посадка лесов и мелиорация земель изменяют микроклиматические условия. Насекомые, обитавшие раньше в



местах сельскохозяйственного освоения земель, которые могут развиваться на высеваемых или высаживаемых человеком растениях, обеспечиваются пищей в изобилии и получают более благоприятные для массового развития условия, особенно если изменение микроклиматических и почвенных условий происходит в благоприятную для них сторону. Это, в свою очередь, создает благоприятные условия и для тех их хищников и паразитов, а также тех паразитов высшего порядка, которых не угнетают вновь создающиеся почвенные и микроклиматические перемены.

В качестве примеров укажем, что в Узбекистане после освоения целинных почв между железнодорожными станциями Джизак и Ростовцево и образования там совхоза Галля Арал были почти совершенно вытеснены саранчовые насекомые атбасарка (*Docostaurus kraussi nigrogeniculatus* Tarb.) и мароккская кобылка (*D. maroccanus* Thnb.), которые откладывают свои яйца в плотные, особенно задерненные почвы. После распашки и орошения целины под посевы совершенно были искоренены термиты (Isoptera) на освоенных землях Голодной степи и в зоне Северного Туркменского канала. Неблагоприятно распашка отзывается на проволочниках (Elateridae), особенно в связи с тем, что на рыхлых почвах они в большей мере уничтожаются хищными жуками (Carabidae). Вспашка вытесняет жуков кравчиков (*Lethrus* sp. sp.), маек (например, *Meloe xanthomelas* Solis., жизнь которой связана с гнездами одиночных пчел в плотной почве) и других насекомых.

С другой стороны, на посевах злаков на освоенных землях в Узбекистане (в том числе и совхоза Галля Арал) стали в больших количествах размножаться пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.), злаковые тли (особенно *Toxoptera graminum* Rond. и *Brachycolus noxius* Mordv.), некоторые виды клопов — вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.) и др., стеблевые хлебные блошки (*Chaetocnema hortensis* Geoffr., *Ch. aridula* Gyll.), толстоножки (*Harmolita rossica* Rims-Kors.) и т. д.

Посевы хлопчатника на вновь осваиваемых землях в Голодной степи, близ Ташкента, начали усиленно заселяться тлями *Xerophilaphis plotnikovi* Nevs., *Aphis gosypii* Glov. *A. medicaginis* Koch.), люцерновые поля —

бородавчатой тлей *Therioaphis ononidis* Kltnb., люцерновым клопом (*Adelphocoris lineolatus* Goeze), всходовым люцерновым слоником (*Sitona cylindricollis* Fahr.) и рядом других вредителей.

Освоение ковыльной степи под посевы злаков в Оренбургской области привело, согласно Г. Я. Бей-Биенко (1939, 1957, 1961), к исчезновению во вторичных биотопах всех ранее доминировавших видов насекомых — ногохвостки *Sminthurus viridis* L., подуры *Entomobrya quinquelineata* C. B., саранчового *Euchorthippus pulvinatus* F. W., клопа *Lasiacantha capucina* Germ., некоторых видов муравьев (Formicidae) и др. Освоение целины обусловило, с другой стороны, очень резкое нарастание численности трипса *Haplothrips tritici* Kurd., тли *Brachycolus noxius* Mordv., постоянное наличие циклода *Dellocephalus collinus* Dahlb. и *D. striatus* L., клопа *Trigonotylus ruficornis* Geoffr., божьей коровки *Adonia variegata* Goeze. и некоторых других насекомых. На освоенных под посевы злаков целинных степных землях численность специализированных вредителей — пшеничного трипса, остроголового клопа (*Aelia sibirica* Reut.), полосатой хлебной блошки (*Phyllotreta vittula* Redt.), серой зерновой совки (*Hadena sordida* Bkh.) и некоторых других, увеличилась примерно в 50 раз (Григорьева, 1960).

Новые формирующиеся на освоенных для сельского хозяйства землях биоценозы, всегда существенно отличающиеся от биоценозов первичных биотопов, Г. Я. Бей-Биенко (1957) предложил называть агробиоценозами.

При степных лесопосадках, которые за последнее время в большом масштабе осуществлены в СССР, установлено формирование своеобразных биоценозов. В лесонасаждениях Волгоградской области, например, отмечено обилие степных и луговых форм насекомых, приспособившихся к новым условиям; таковы, в частности, июньский хрущ (*Amphimallon solstitialis* L.), долгоносики *Bothynoderes foveicollis* Gelb. и *Stephanophorus* Gyll., совка *Euxoa nigricans* L. и другие, но появляются и типичные лесные формы, такие, как жуки-жужелицы *Cymindis decora* F. W., шелкокрылы *Elater sanguinolentus* Schr., *Athous haemorroidalis* F., *Dolopius marginatus* L., жуки-карапузики *Hister bipustulatus* Schr. и др.

В молодых лесопосадках встречаются исключительно те виды насекомых, которые обитали в этих местах раньше и смогли приспособиться к новым условиям, но позднее к ним добавляются и новые виды (Андрианова, 1950, 1953, 1957). В Волгоградской области типичные обитатели лесной подстилки, названные выше, появились на четвертый год после посадок, но и через 18 лет фауна лесонасаждений оставалась очень своеобразной (Щеголев, 1954).

Автору приходилось изучать в южном Казахстане состав энтомофауны горных лесопосадок, произведенных свыше 70 лет тому назад для задержания водных потоков, смывавших иногда предгорные посевы полевых культур, площадь этих посадок превышает 1000 га; здесь были обнаружены как элементы местной фауны, так и пришельцы со стороны (возможно, частично занесенные сюда с самим посадочным материалом, а также проникшие позднее, при посещениях посадок людьми и, возможно, с воздушными течениями) (Яхонтов, 1936).

Лесопосадки, насаждения кустарников, равно как и их вырубка, изменяют, как это уже хорошо известно, климат местности, а следовательно, тем самым создают для одних видов насекомых лучшие, для других ухудшающиеся условия существования, по сравнению с прежними.

Лесопосадки привлекают для гнездования многих насекомоядных птиц, что также отражается на численности и соотношении численности разных насекомых во вновь созданных и в окружающих биотопах. Влияние лесопосадок на насекомых, как и других проявлений деятельности человека, весьма многообразно.

Много данных о воздействии полезащитных лесных полос на размножение насекомых приведено в монографии А. Н. Мельниченко (1949) для степного Заволжья, причем, кроме микроклиматических изменений и изменений в составе растительности и животного мира, было показано значение и такого фактора, как формирование наиболее благоприятных мест зимовки под покровом опавшей листвы полезащитных лесонасаждений. Это особенно относится к многим клопам и жукам. В качестве примера влияния изменений микроклимата полезащитными лесными полосами на численность насекомых может быть выделена хотя бы шведская муха

(*Oscinosoma frit* L.), которая на Юго-Востоке Европейской части СССР не является сколько-нибудь ощутительным вредителем, в системе же лесных полос она губит от 5 до 12% стеблей пшеницы и от 15 до 30% стеблей овса. Наоборот, изменения микроклимата лесными полосами ведут к угнетению численности клубеньковых долгоносиков рода *Sitona* Germ. Лесные защитные полосы не только изменяют состав биоценозов и численные соотношения отдельных видов насекомых, но характерным образом перераспределяют отдельные виды по территории.

С. И. Медведев (1957) отмечает, что формирование вторичных биоценозов на Украине происходило в основном за счет перестройки местной фауны, чуждые же виды сравнительно немногочисленны. Ряд видов насекомых при освоении земель для сельского хозяйства стал постоянным спутником земледелия, например, некоторые саранчовые (Acridodea), жуки рода *Anisoplia* Serv. Однако в отношении виноградников и садов он отмечает и проникновение видов со стороны, что в значительной мере замечено нами и в старых лесонасаждениях Южного Казахстана.

Для приспособившихся к новой экологической обстановке видов насекомых особенно благоприятные для размножения условия создаются при монокультуре, бессменных посевах из года в год одних и тех же растений на прежних площадях; это относится в основном к монофагам и олигофагам, как, например, к хлопковому розовому червю (*Pectinophora gossypiella* Saund.), к однопятнистой рисовой огневке (*Schoenobius incertellus* Walf.), злаковым мухам (Chloropidae), специфическим вредителям крестоцветных растений (*Pieris brassicae* L. и др.), листовому люцерновому слоннику (*Phytonomus variabilis* Hbst.) и т. д.

Проведенная И. А. Журавлевой (1956) работа показала, что хлопковые посевы на полях, где в предыдущие годы был также высеван хлопчатник, заметно больше поражаются обычными вредителями этих культур.

Согласно работе автора, при долголетнем стоянии люцерны происходит на полях значительное нарастание численности листового люцернового слонника (*Phytonomus variabilis* Hbst.) (1934). Бессменные посевы

злаков в степной зоне СССР ведут к массовому размножению хлебных жуков (виды рода *Anisoplia* Serv.), южной стеблевой совки (*Oria musculosa* Hb.), хлебной жужелицы (*Zabrus tenebrioides* Golze.) и многих других насекомых (Щеголев, 1938, 1954 и др.). Влияние монокультуры сельскохозяйственных растений на массовое размножение насекомых, связанных с этой культурой, установлено уже давно и для многих видов вредных насекомых.

Различные агротехнические приемы земледелия оказывают влияние на насекомых, благоприятствуя одним видам и угнетая других. Так, например, вспашка по системе Т. С. Мальцева без оборота пласта сохраняет зимующих в почве вредных и полезных насекомых в большей мере, чем вспашка с оборотом пласта плугами с предплужниками: пырейных огневок (*Crambus lutellus* Schiff. и *C. jucundellus* H. S.), шведской мухи (*Oscinosoma frit* L.), гессенской мухи (*Mayetiola destructor* Say.), хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.); паразитов и хищников вредных насекомых, в частности, на свекловичных полях яйцееда *Coenocrepis bothynoderi* Germ.— паразита яиц свекловичного долгоносика (*Bothynoderes punctiventris* Germ.); диких пчел (Щеголев, 1954; Гиляров, 1955) и др.

В Узбекистане отмечено влияние на численность вредных насекомых (например, тли *Aphis gossypii* Glov.) на хлопковых полях разных систем орошения. Для размножения некоторых вредителей на орошаемых полях большое значение имеют сроки поливов. Например, если полив хлопковых полей производится в то время, когда гусеницы карадрины (*Laphygma exigua* Hb.) пошли на окукливание, они в массе погибают; поливы в другие периоды также губят некоторое количество карадрины, если они производятся в ночное время, в дневное же время они для нее безвредны (Яхонтов, 1953). Численность личинок болотного жука (*Helophorus micans* Fald.) на поливных полях озимых злаков в Бухаре в чрезвычайно высокой степени зависит от сроков предпосевного полива полей (Яхонтов, 1929).

Не безразличны для насекомых сроки посева и посадки растений. Так, поздние посевы крестоцветных растений в меньшей степени заселяются в Средней

Азии блошками рода *Phyllotreta* Foud., а поздние посевы хлопчатника создают более благоприятные условия для размножения хлопковых тлей (*Aphis gossypii* Glov., *A. laburni* Kltnb., *Acyrtosiphon gossypii* Mordv.).

Важное значение для многих насекомых имеют межи среди посевов и обочины дорог, заросшие сорняками, где они могут накапливаться до появления всходов культурных растений или проходить те фазы развития, которые на посевах невозможны. Например, в ранневесенний период, до появления всходов хлопчатника, в Средней Азии и Закавказье на межах и обочинах дорог идет размножение хлопковой тли (*Aphis gossypii* Glov.), в почве межей происходит эмбриональное развитие прусика (*Calliptamus italicus* L.), не откладывающего яиц на пахотных землях.

Очень важны сроки уборки урожая. Запоздание с уборкой и осыпание семян способствует размножению на злаковых полях шведской мухи (*Oscinosoma frit* L.), на полях семенной люцерны — люцернового семееда (*Bruchophagus roddi* Guss.).

Большое влияние на насекомых оказывает уборка или уничтожение растительных остатков после сбора урожая, так как среди этих остатков происходит зимовка некоторых насекомых, например, капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.) и капустной моли (*Plutella maculipennis* Curt.) на капустных кочерыгах и оставшихся на них листьях, в стерне злаковых полей зимуют пшеничный трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.), пшеничные комарики (*Sitodiplosis mosellana* Gehin. и *Contarinia tritici* Kirby.), хлебный пилильщик (*Cephus pygmaeus* L.). Своевременно не убранные опавшие завязи и молодые плоды в садах служат рассадником некоторых вредных насекомых, например, личинок слоников рода *Rhynchites* Schneid. или яблочных плодовых жуков (*Carposina sasakii* Mots., *Carpocapsa pomonella* L.).

Очень важно уничтожение сорняков на полях, в садах и огородах и вокруг них, так как там размножаются многие насекомые, в том числе вредные для сельского хозяйства. Иногда без этих растений, как промежуточных, насекомые, приспособившиеся к культурным растениям, существовать не могут. К таким насекомым относится, например, урюковая тля (*Hyalopterus arundinis* F.), вредящая абрикосам и

миндалям, которая в летнее время мигрирует на тростник (*Phragmites communis* Trin.), или вредитель различных косточковых плодовых деревьев — кувшинковая тля (*Rhopalosiphum nymphaeae* L.), летом переселяющаяся на стрелолист (*Sagittaria sagittifolia* L.), частуху (*Alisma plantago* L.) и некоторые другие, растущие близ воды и водяные растения. Другая тля (*Brachycauda helichrysi* Kltnb.), повреждающая косточковые плодовые деревья, летними промежуточными растениями имеет сложноцветные (Compositae).

Влияет на насекомых также выпас скота на пастбищах. Овцы, например, низко скусывая растения, уничтожают большое количество насекомых. Уничтожает при питании травой много насекомых крупный рогатый скот и лошади. Скот, вытаптывая пастбища, раздавливает много, особенно малоподвижных, насекомых. Кроме того, скот изменяет и экологическую обстановку на пастбищах. Доказано, что уплотнение почвы скотом при плохо спланированных пастбищах создает благоприятные условия для размножения мароккской кобылки (*Dociostaurus maroccanus* Thnb.) в местах ее распространения (Жданов, 1934) и нестальных видов саранчовых. Уплотнение почвы, ухудшение ее аэрации не безразлично и для многих других насекомых. Оставление навоза скотом на пастбищах создает благоприятные условия для насекомых — копрофагов.

Осушение и обращение под посевы заболочиваемых при весенних разливах рек и озер поросших тростником участков делает размножение азиатской перелетной саранчи (*Locusta migratoria* L.) невозможным. Таким путем очаги ее размножения уже полностью ликвидированы в низовьях рек Днепра и Днестра, хотя раньше она размножалась там в массовом количестве.

Строительство водохранилищ и различных ирригационных сооружений, изменяя климат, также не может не вносить существенных изменений в жизнь насекомых поблизости от них, а в самих водохранилищах некоторых типов создаются благоприятные условия для развития водных насекомых — личинок комаров (Culicidae), стрекоз (Odonata) и др.

Строительство фабрик и заводов и других промышленных сооружений оказывает прямое и косвенное влияние на насекомых. В окрестностях таких сооруже-

ний происходит, возможно в результате газообразных отходов производства, вымирание некоторых видов (Медведев, 1957). На нефтяных промыслах в результате разбрызгивания нефти не встречается почти никаких насекомых, как и никаких растений.

Транспортные средства, переселения людей, торговые связи между ними ведут к расселению насекомых (см. главу 5). Виды насекомых, которые могут акклиматизироваться в новых районах, вызывают перестройку биоценозов. Особенно быстро и на особенно далекие расстояния осуществляется перенос насекомых самолетами. Установлено, например, что комары за 6½ дней заносились в самолетах на расстояние в 70 000 км (Рейхардт, 1941).

В состоянии диапаузы насекомые могут переноситься на очень далекие расстояния с грузами (товарами). Так распространялся розовый червь хлопчатника (*Pectinophora gossypiella* Saund.). Многие амбарные вредные насекомые являются в настоящее время космополитами, встречаясь повсеместно. Они проникали из одного места в другое с грузами амбарных продуктов. Космополитны, например, жуки мавританская козявка (*Tenebrioides mauritanicus* L.), суринамский мукоед (*Oryzaephilus surinamensis* L.), мучной хрущак (*Tenebrio molitor* L.), амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.), лишь на крайнем севере и крайнем юге земного шара отсутствует хлебный точильщик (*Stegobium paniceum* L.); из бабочек космополитом является платяная моль (*Tineola biselliella* Humm.) и т. д.

Многие насекомые могут переноситься из одной местности в другую на саженцах и сеянцах, в клубнях и луковицах растений, в букетах цветов, в багаже людей, в повозках, автомобилях, вагонах, на пароходах, на одежде людей и т. д. В главе 5 было описано широкое расселение людьми тли филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.), кровяной яблоневои тли (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) и колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). В последние десятилетия доказан разнос людьми во многие страны с саженцами деревьев или в упаковочных материалах американской белой бабочки (*Hyphantria cunea* Drury.). С водяным папоротником из Америки в Европу проник

долгоносик *Stenopelmus rufinasus* Gyll., с семенами ели — сееед *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. Из Европы в Америку завезены вредитель садов и лесов непарный шелкопряд (*Porthetria dispar* L.), вредитель полевых культур — кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis* Hb.).

Из стран Дальнего Востока в Среднюю Азию был занесен червец комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), в Америку — восточная плодоярка (*Laspeyresia molestus* Busck.), японский жук (*Popillia japonica* Newm.). Из Средней Америки в США проникли и стали серьезными вредителями хлопковый коробочковый долгоносик (*Anthonomus grandis* Boh.) и белокаемчатый слоник (*Pantomorus leucoloma* Boh.). На остров Яву был завезен кофейный жук (*Stephanoderes hampei* Ferr.), на острова Самоа — индийский жук носорог (*Oryctes rhinoceros* L.), хрущик *Adoretus vestitus* Boh. и т. д.

Уже в 1897 г. Говард насчитывал в Соединенных Штатах Америки 111 видов вредных насекомых иноземного происхождения, в том числе 37 видов из 73 наиболее сильно вредивших в Америке (Рех, 1918.) К настоящему времени, считая и не вредные виды, известно более 2500 видов насекомых, проникших с других материков в Северную Америку, причем основная масса их занесена произвольно людьми при торговых и иных сношениях.

Энтомофауна некоторых океанических островов состоит по преимуществу из завезенных элементов.

С ростом торговли, с развитием путей сообщения распространение насекомых в новые места возрастает. Поэтому, чтобы не допустить в новые места вредных насекомых, во всех культурных странах существует сейчас специальная карантинная служба. По отчетам различных карантинных инспекций видно, какая масса насекомых обнаруживается в транспортируемых грузах. За 20 первых лет существования Ленинградской карантинной лаборатории Министерства сельского хозяйства СССР (1931—1951) при инспектировании импортных растительных грузов было отмечено, например, 9084 случая обнаружения насекомых самых различных отрядов; особенно же жуков и кокцид (Соколов и соавторы, 1952).

Ранее было показано, что акклиматизироваться

в новых местах могут далеко не все виды. Не все виды иноземных насекомых могут выдержать и конкуренцию с местными видами, или новые пришельцы могут быть истреблены местными паразитами и хищниками. До некоторой степени помогает проникшим в новую местность насекомым противостоять конкуренции, паразитизму и хищничеству часто наблюдаемое повышение жизнеспособности организмов в новых условиях среды, о котором говорилось в главе 2. К тому же местные паразиты, и отчасти хищники, обычно не сразу приспосабливаются к новому пришельцу или совсем к нему не могут приспособиться. Кровяная тля, например, в Европе и Азии и сейчас (через 100 лет после ее проникновения в Европу) имеет очень мало местных хищников и совсем не имеет местных паразитов. То же следует сказать и о желобчатом червце (*Iceria purchasi* Masc.) во всех местах, где он акклиматизировался.

Строительство и эксплуатация железных и шоссейных дорог сами по себе в некоторой, хотя и небольшой, степени оказывают влияние на насекомых, так как при этом гибнет значительное их количество. Имеются подсчеты, показывающие, что под колесами транспорта может погибать по несколько тысяч насекомых (особенно муравьев — Formicidae и жуков — Coleoptera), на один погонный метр дороги (Наумов, 1963).

Большое значение имеют для насекомых пожары, особенно лесные; при этом истребляется и вынужденно мигрирует огромное количество животных, и в том числе насекомых, а затем, после возобновления растительности, формируются на выжженных участках новые биоценозы.

Под влиянием человеческой деятельности создавалась особая фауна насекомых, характерная для населенных пунктов — деревень и городов: в домах людей, в помещениях для скота, в амбарах, складах, дворах, на улицах. Например, в жилых помещениях обитают черный и рыжий тараканы (*Blatta orientalis* L., *Blattella germanica* L.), комнатные мухи (*Musca domestica* L., *M. d. vicina* Macq.), платяная моль (*Tineola biselliella* Hutm.) и т. д. В помещениях для скота распространены комнатные мухи, осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans* L.), мухи *Fannia canicularis* L., *F. scalaris* F. и др.; на улицах и площадях, базарах — домашние

мухи, базарная муха (*Musca sorbens* Wied.), на наружных частях зданий осы рода *Sceliphron* Kl. и т. д. Под камнями в населенных пунктах обычны многие жуки жужелицы (*Carabidae*), под камнями, зданиями и в подобных местах устраивают гнезда многие муравьи (в частности виды рода *Pheidole* Westw. и др.).

Во дворах, по обочинам улиц, около заборов произрастает своеобразная, так называемая рудеральная растительность со своим комплексом растительноядных насекомых и их паразитов и хищников. Так, например, на крапиве живут гусеницы бабочки крапивницы (*Vanessa urticae* L.), на крестоцветных растениях — капустная моль (*Plutella maculipennis* L.) и т. д.

Амбарно-складские насекомые многочисленны, и многие из них распространены повсеместно, как, например, из жуков амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.) и мельничная огневка (*Ephestia kuehniella* Zell.) из бабочек.

Домашние животные и сам человек подвергаются нападению паразитических насекомых как вне населенных пунктов, так и в помещениях. Люди и домашние животные имеют паразитов даже постоянного типа. Специфическими паразитами человека являются, например, головная и платяная вши (*Pediculus capitis* L., *P. vestimentis* Nitz.), специфическими паразитами лошадей — конский власоед (*Trichodectes piosus* N.), лошадиная вошь (*Haematopinus macrocephalus* Burm.); крупного рогатого скота — коровий власоед (*T. bovis* De G.), вши *Linognathus vituli* L., *H. eurysternus* Denny., *Solenopotes capillatus* Enderl.; овец и коз — вошь *L. stenopsis* Denny., овечий власоед (*T. ovis* L.), козий власоед (*T. caprae* Gurl.); свиней — свиная вошь (*H. suis* L.); собак — собачий власоед (*T. canis* De Geer.); кошек — власоед *T. subrostratus* N.; кроликов — вошь *Haemodipsus ventricosus* Denny.; кур — пухоеды *Goniodes dissimilis* N., *G. truncatus* Gb., *Lipeurus heterographus* N. и др.; индеек, цесарок — *G. meleagridis* L. и др.; гусей, уток — *Anatocercus dentatus* Scop., *Anaticola crassicornis* Scop., *A. anseris* L. и др. Временными паразитами человека и животных являются человеческая блоха (*Pulex irritans* L.), кошачья блоха (*Ctenocephalides felis* Bouché), собачья блоха (*C. canis* Curt.), комары, муха жигалка и другие насекомые.

Постоянный или частый контакт некоторых паразитических видов насекомых с человеком и домашними животными повел и к образованию среди них специфических переносчиков инфекционных заболеваний, как об этом говорилось в главах 10 и 11. Ряд других насекомых — «спутников человека» также способен распространять болезнетворные микроорганизмы или механическим путем, например, распространение домашними мухами (*Musca domestica* L. и *M. d. vicina* Macq.) дизентерии и брюшного тифа, или открывая поранениями кожи человека и домашних животных доступ для инфекции; такие случаи отмечены, например, при укусах слепней (*Tabanidae*) и известны при укусах вшей (*Parasita*). Связи многих насекомых — переносчиков заболеваний с человеком и его хозяйственной и иной деятельностью в настоящее время довольно отчетливо выявлены (Беклемишев, 1955; Павловский, 1947; Драбкина, 1954; Кузина, 1950 и др.).

Виды насекомых, типичные для населенных пунктов людей (включая жилые и хозяйственные постройки), получили название синантропов. Фауна синантропных насекомых довольно значительна и не вполне одинакова в разных климатах и при разных степенях культуры человека. Некоторые синантропные насекомые, особенно постоянно связанные с самим человеком, его жильем и отчасти с амбарами и складами, имеют сравнительно малую зависимость от климатических условий, как это подчеркивалось в литературе (Медведев, 1957 и др.).

Из всего выше сказанного можно видеть, что едва ли не любое проявление деятельности человека и самое его существование (через паразитизм на нем) оказывают, и часто очень сильное, влияние на насекомых.

К этому нужно добавить сознательное, направленное покровительство человека полезным для него насекомым и целеустремленные мероприятия по уничтожению вредных. Получили развитие сельскохозяйственная, ветеринарная, медицинская энтомология. Некоторые насекомые стали размножаться и использоваться для лабораторных учебных и научно-исследовательских целей. Лабораторными насекомыми во многих случаях являются, например, черные тараканы (*Blatta orientalis* L.).

*talis* L.), комнатная муха (*Musca domestica* L.) и т. д.

Некоторые виды насекомых одомашнены человеком и познание их экологических особенностей позволяет создавать наиболее благоприятные условия для их существования. Такими одомашненными насекомыми являются пчела (*Apis mellifera* L.), тутовый шелкопряд (*Bombyx mori* L.), дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi* Guer.). Человеком выведены и новые, не встречавшиеся в природе породы домашней пчелы и тутового шелкопряда, которые наиболее отвечают его потребностям.

Для биологической борьбы с вредными насекомыми производится искусственное размножение, по возможности в оптимальных условиях, некоторых их паразитов и хищников для дальнейшего выпуска в зараженные ими поля или сады. В качестве примера можно указать на лабораторное или лабораторно-полевое размножение паразита яиц вредных бабочек *Trichogramma evanescens* Westw. и других видов этого рода, наездника восточной плодовой (*Laspeyresia molesta* Busck.), *Macrocentrus ancylivorus* Rohw., паразита червеца комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), *Pseudaphicus malinus* Gah., на хищника желобчатого червеца (*Icerya purchasi* Mask.) — жука *Vedalia cardinalis* Müls., хищника мучнистых червецов (*Pseudococcinae*) — жука *Cryptolaemus montrouzieri* Müls. и др.

В настоящее время изучаются пути рационального изготовления и применения культур вирулентных бактерий и энтомопатогенных грибов для истребления вредных насекомых. Например, бацилла *Bacillus thuringiensis* Talal. для борьбы с сибирским шелкопрядом (*Dendrolimus sibiricus* Tschtw.) в виде взвесей спор (Талалаев, 1961 и др.), или препарата энтомобактерин 3 — взвеси спор и выделяемых бактериальными клетками *B. cereus* var. *galleriae* Jans., патогенных для насекомых белковых кристаллов — для борьбы с многими видами насекомых, вредных для сельскохозяйственных растений (Федоринчик, 1961). Из грибов можно назвать в качестве примера белую мюскардину (*Beauveria bassiana* Bals. и другие виды этого рода), культуры которой губят многих насекомых.

Для борьбы с вредными насекомыми производится интродукция и акклиматизация энтомофагов из других

мест. В Соединенные Штаты Америки, например, к 1956 г. было завезено из других стран около 500 видов паразитов и хищников вредных насекомых более чем 90 видов. Акклиматизировалось около 100 видов. В Канаду было завезено 220 видов энтомофагов и из них 50 акклиматизировано. На Гавайские острова было импортировано 25 видов паразитов насекомых, вредных сельскохозяйственным растениям (Яхонтов, 1957).

Значительное число видов энтомофагов для борьбы с вредными насекомыми было интродуцировано и в СССР. Успешно применяемые сейчас для борьбы с кровавой яблоневой тлей паразит *Aphelinus mali* Halid., для борьбы с червецом комстока — паразит *Pseudaphicus malinus* Gah., для борьбы с желобчатым червецом — хищник *Vedalia cardinalis* Müls. имеют иноземное происхождение. Кроме паразитов и хищников из животного мира, практикуется для борьбы с вредными насекомыми завоз бактерий и грибов — возбудителей их заболеваний. Например, для борьбы с японским жуком (*Popillia japonica* Newm.) в штат Мериленд (США) к 1956 г. было завезено свыше 160 000 английских фунтов спор так называемой молочной болезни.

Конечно, как и в случаях непреднамеренного проникновения насекомых в новые места, при этом происходит существенная перестройка биоценозов в местах завоза энтомофагов.

Культивируемые и интродуцируемые человеком энтомофаги могут обострять конкурентные отношения среди других видов насекомых или местных популяций завезенных видов. Несомненно, это относится, например, к диким пчелам и домашней пчеле, к природным и искусственно размноженным популяциям *Trichogramma evanescens* West.; к завезенным энтомофагам и местным энтомофагам, питающимся теми же насекомыми. Конкуренция обостряется, конечно, и в отношении других организмов, занимающих сходные экологические ниши: при расселении трихограммы — среди всех потребителей яиц вредных бабочек; при организации пасек — среди потребителей нектара и пыльцы тех цветков, которые посещает домашняя пчела, и т. д.

Человек стремится обеспечить наилучшие условия существования покровительствуемым им видам насе-

комых, или ослабляя конкурентные отношения в природе (например, путем посева для пчел медоносных растений и рационального размещения пчел; в отношении энтомофагов — путем выпуска или привлечения их в места с наибольшей численностью вредных насекомых), или усиливая их конкурентную способность (путем создания или подбора рас и форм с наибольшей жизненностью).

Человек уничтожает вредных для него насекомых, изменяя в неблагоприятную для них сторону экологическую обстановку в местах их обитания (например, санитарными мероприятиями в отношении синантропных видов; правильным подбором агротехнических и лесокультурных мероприятий — в отношении насекомых, вредящих сельскохозяйственным и лесным растениям; рационализацией мелиоративных мероприятий в борьбе с видами, вредными для здоровья людей, домашних животных и культурных растений; организационно-хозяйственными мероприятиями, такими, как лесонасаждения, освоение пустующих земель и т. д.).

Человек применяет также различного рода механические и физико-механические мероприятия для борьбы с вредными насекомыми, причем учитывает и таксисы насекомых. Используются, например, светоловушки для вылавливания вредных насекомых; пар, нагретая вода и сухой жар для борьбы с вредителями закрытого грунта (парников, оранжерей) и продуктов, хранящихся на складах; для защиты посевов от нелетающих вредителей (жуков кравчиков — *Lethrus* sp. sp., не летающего при температуре ниже 18°С свекловичного долгоносика — *Bothynoderes punctiventris* Germ. и др.) вырывают заградительные канавы; производится вылавливание гусениц бабочек, прыгающих жуков, малоподвижных клопов путем применения различных механических ловителей и т. д. Некоторые вредители садов — гусеницы яблочной плодовой гусеницы (*Carpocapsa pomonella* L.), чехликовые моли (*Coleophora* sp. sp.) и др. привлекаются для уничтожения накладываемыми на стволы деревьев ловчими поясами из мешковины или соломы, в которые они забираются для окукливания. Разрабатываются методы использования ультракоротких электроволн для очистки от амбарных и почвенных вредителей.

В борьбе с вредными насекомыми большое развитие получил также химический метод — применение различных веществ, убивающих, отпугивающих или угнетающих их жизнедеятельность.

Для того чтобы ограничить распространение вредных для сельского хозяйства насекомых, во многих странах существует специальная карантинная служба. Служба эта представляет систему государственных предупредительных мероприятий, которые препятствуют завозу вредителей в те местности, где они отсутствуют, но где по климатическим и иным условиям они могли бы существовать и размножиться до вредоносной численности. Различают карантин внешний, не допускающий завоз иноземных вредных видов, и карантин внутренних, имеющий целью ликвидировать локализованные очаги местных вредителей и не допустить расширения их ареалов. Многие государства для объединения усилий в карантинном деле заключили между собой специальные соглашения — конвенции по организации карантинной службы.

Различные методы борьбы с вредными насекомыми в СССР за последние десятилетия объединены в комплексные, плановые системы мероприятий, которые разрабатываются применительно к особым экологическим и хозяйственным условиям различных областей и районов.

Для снижения или ликвидации потерь от вредных насекомых создаются, кроме того, устойчивые по отношению к вредным насекомым сорта культурных растений (см. главу 10).

Деятельность человека, конечно, не могла не вызвать приспособительных реакций со стороны насекомых. К посевам, посадкам культурных растений приспособились насекомые многих видов местной энтомофауны, причем многие из приспособившихся видов раньше были связаны с другими, обычно более или менее родственными растениями. Такого рода приспособления возможны, конечно, только у многоядных насекомых или олигофагов, у более или менее эврибионтных видов. После введения культуры батата в СССР на батате стали питаться преимущественно многоядные насекомые и насекомые, связанные с выючковыми растениями (Богданов-Катков, 1933). В период культивиру-



вания в СССР каучуконосов крымсагыза и коксагыза к питанию за счет него приспособились или широко многоядные виды, или насекомые, развивающиеся также на диких одуванчиках (Правдин, 1957 и др.).

Приспособление некоторых видов насекомых к культурным растениям иногда идет настолько далеко, что они даже утрачивают способность развиваться на дикорастущих растениях. Так, например, жук гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L.) живет только на культивируемых сортах гороха.

Отмечается приспособление насекомых не только к культивируемым растениям, но и к системе обработки почвы, к севооборотам (Гиляров, 1945).

Местные виды энтомофагов приспособляются к завезенным насекомым, причем опять-таки в основном это или широкие полифаги, или олигофаги. Червеца комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), проникшего в Узбекистан в 1939 г., стали поедать некоторые местные виды, особенно *Leucopis bona* Rohd. и золотоглазка *Chrysopa vulgaris* Schr. (Мейер, 1948 и др.). К проникшей в 1925 г. в Канаду восточной плодожорке (*Laspeyresia molesta* Busck.) приспособилось несколько видов местных наездников, которые, однако, не выдерживают конкуренции с завезенным для борьбы с этой плодожоркой в 1929 и 1930 гг. наездником *Macrocentrus ancylivorus* Rohw., истребляющим плодожорку и на ее родине.

Формирование синантропной энтомофауны является, конечно, целиком приспособлением насекомых к человеку, причем некоторые амбарные вредители, как, например, амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.), связь со свободной природой полностью или почти полностью потеряли.

Специфические паразиты человека (такие, как головная или платяная вошь) показывают непосредственное приспособление насекомых к самому человеку.

Интересно отметить, что среди малярийных комаров рода *Anopheles* Mgn. возникли биологические расы и подвиды, которые предпочитают сосать кровь домашнего скота, а распространенный в Средней Азии и Закавказье подвид *Anopheles maculipennis sacharovi* Favre предпочитает нападать на людей (Беклемишев, 1944).

Среди насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений обнаружены многие виды, регулярно впадающие в некотором количестве особей в диапаузу в каждой генерации, что затрудняет их истребление при химических мероприятиях. Такова, например, яблочная плодожорка (*Carpocapsa pomonella* L.), которая, как уже упоминалось в главе 6, в окрестностях Ташкента в главной массе имеет три поколения в году, но уже в первом поколении около 5% и во втором поколении 16% и более ее гусениц, закончивших развитие, впадает в диапаузу до весны следующего года. Физиологические причины диапаузы отдельных особей популяций еще остаются пока не выясненными. Некоторые энтомологи склонны рассматривать это явление как биологическое приспособление на случай гибели популяций от каких-либо катастрофических причин. Но тщательное изучение биологии этого вредителя не обнаружило каких-либо других причин, которые летом или осенью губили бы здесь плодожорку в массовом количестве, кроме регулярно применяемых в садоводстве уже многие десятки лет истребительных мероприятий по борьбе с ней.

В последнее время выявилось «привыкание» и наследственное образование невосприимчивых рас насекомых к некоторым химическим инсектицидам, в частности возникли особые устойчивые популяции домашних мух (*Musca domestica* L.) к ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтано) уже в первые годы после начала применения этого препарата. Руссель и Кловер (1955) отметили в штате Луизиана (США) возникновение расы мексиканского коробочного хлопкового долгоносика (*Anthonomus grandis* Boh.), устойчивой по отношению к хлорированным углеводородам. Майберг (1958) установил постепенное привыкание к ДДТ яблочной плодожорки в Южной Африке. В прежнее время для радикальной борьбы с плодожоркой здесь было достаточно 3—4-кратного применения ДДТ в году. Через 7 лет после введения в практику этого инсектицида в Капской провинции пришлось проводить борьбу уже 5—6 раз за сезон, а через 10 лет садоводы вынуждены были перейти на 8-кратное опрыскивание. К 1958 г. привыкание плодожорки к ДДТ вызвало необходимость добавления к этому препарату 0,03% паратиона. За

последние годы сигналы о появлении устойчивых к ДДТ рас яблочной плодовой мушки появились и в СССР.

К 1958 г. приобретенная устойчивость к хлороорганическим и отчасти фосфорорганическим инсектицидам была известна уже у 27 видов насекомых, переносящих возбудителей заболеваний человека, и у многих насекомых, повреждающих вегетирующие культурные растения и их семена в амбарах и складах; причем эти насекомые принадлежат к самым различным систематическим группам: тлям (Aphidodea), цикадам (Auchenorrhyncha), клопам (Hemiptera), жукам (Coleoptera), двукрылым (Diptera), чешуекрылым (Lepidoptera). К настоящему времени продолжают выявляться устойчивые к различным инсектицидам расы все новых и новых видов насекомых в различных местах, и по этому вопросу имеется уже довольно обширная литература (Клейдинг, 1953; Меткаф, 1955; Оленов, 1958; Рукавишников, 1958; Браун, 1960 и др.).

Формирование устойчивых популяций по отношению к синтетическим органическим инсектицидам завершается, как правило, на протяжении 10—20 поколений и к неорганическим ядам — в течение 50—100 поколений. Механизм приобретенной устойчивости пока изучен еще недостаточно. На предпоследнем XV Международном зоологическом конгрессе, состоявшемся в 1958 г. в Лондоне, этому вопросу было посвящено специальное заседание. Специальная конференция по этому вопросу была созвана в 1957 г. в Институте малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии Министерства здравоохранения СССР.

Проведенные к настоящему времени работы показывают, что невосприимчивые к ДДТ расы мух приобрели видоизмененный химический состав липоидов и способность к большему их накоплению. Жировая ткань у этих рас растворяет и задерживает во много раз большее количество яда; нервная ткань для ядов становится менее проницаемой; усиливаются ферментативные реакции, в результате которых ДДТ превращается в неядовитый дихлордифенилэтилен (Стернбург и Кернс, 1950).

Устойчивость различных насекомых к одному и тому же яду создается путем неодинаковых физиологических и химических регуляций организма. Даже более или

менее родственные виды обладают резко различной способностью к образованию устойчивых рас. Так, например, комнатная муха способна приобрести устойчивость к ДДТ в течение 2—3 лет, тогда как ее подвид *M. domestica vicina* Macq., даже в гораздо больший срок, устойчивых популяций не образует.

Если применение яда на длительный срок приостанавливается, устойчивые расы насекомых постепенно теряют свою невосприимчивость.

Весьма любопытно приобретение некоторыми бабочками специальной покровительственной окраски вблизи промышленных центров. Это явление получило название промышленного меланизма и служит результатом приспособления к обитанию в условиях загрязнения растительности сажей фабричных и заводских труб. Это явление состоит в образовании наследственных форм, имеющих значительно более темную окраску, чем у исходной формы. Впервые промышленный меланизм был установлен в 1848 г. у березовой пяденицы *Biston betularia* L. в Манчестере, и немного позднее в графстве Йоркшир и в соседних с ним графствах в Англии. Эта меланистическая форма получила название *B. betularia* f. *carbonaria*. Сначала темная форма встречалась лишь единичными особями, теперь же во всей восточной Англии, с ее развитой промышленностью, она составляет 90% популяций березовой пяденицы, а в Манчестере исходная форма (*B. betularia* f. *typica*) стала даже редкостью.

К настоящему времени известно уже свыше 70 видов бабочек, у которых появились вблизи промышленных центров (особенно в Англии) наследственные темноокрашенные вариации, постепенно вытесняющие прежние светлые формы.

Опытами Кетлуэлла (1950), при которых применялся массовый выпуск и последующий отлов меченых бабочек березовой пяденицы f. *carbonaria* и f. *typica* вдали от фабрик в Дозете и в сильно загрязненном сажей лесу у Бирмингама, было наглядно показано, что в Бирмингеме темные бабочки в значительно меньшем количестве, а в Дозете в значительно большем уничтожаются насекомоядными птицами, чем светлые. Это было подтверждено и прямыми наблюдениями при помощи бинокля. Выявилось при этом, что меланисти-

ческие бабочки предпочитают держаться на сильно закопченных деревьях, тогда как светлые — на светлых лишайниках, покрывающих стволы.

Явление индустриального меланизма отмечено исключительно у видов, обладающих покровительственной окраской, ни разу оно не было констатировано у видов с предостерегающей окраской.

## Глава 15

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

*Характер колебаний численности насекомых. Основные теории динамики численности. Видовая специфичность реакций организма насекомых на комплекс факторов внешней среды при различной плотности популяций. Принципы математического моделирования колебания численности популяций. Различные математические модели колебания численности популяций и возможность их использования для объяснения механизма колебаний. Идеалистические взгляды в области математического моделирования популяций и их критика.*

Как видно из материалов, изложенных в предыдущих главах, все факторы внешней среды, биотические и абиотические, оказывают большое влияние на численность популяций насекомых, поскольку они влияют на плодовитость, темпы смертности или быстроту онтогенеза насекомых.

В некоторой мере изменения численности насекомых зависят также от изменений наследственных свойств, определяющих жизнеспособность популяций.

Весь комплекс внешних и внутренних факторов, определяющий плотность популяций, может быть изображен в виде схемы, представленной на рис. 90.

Вопрос о закономерностях колебаний численности организмов является одним из центральных в современной экологии. Он имеет чрезвычайно большое не только теоретическое, но и практическое значение. В прикладной энтомологии он особенно важен в связи с тем, что от него зависит возможность предвидеть, а иногда и предупредить массовое размножение насеко-

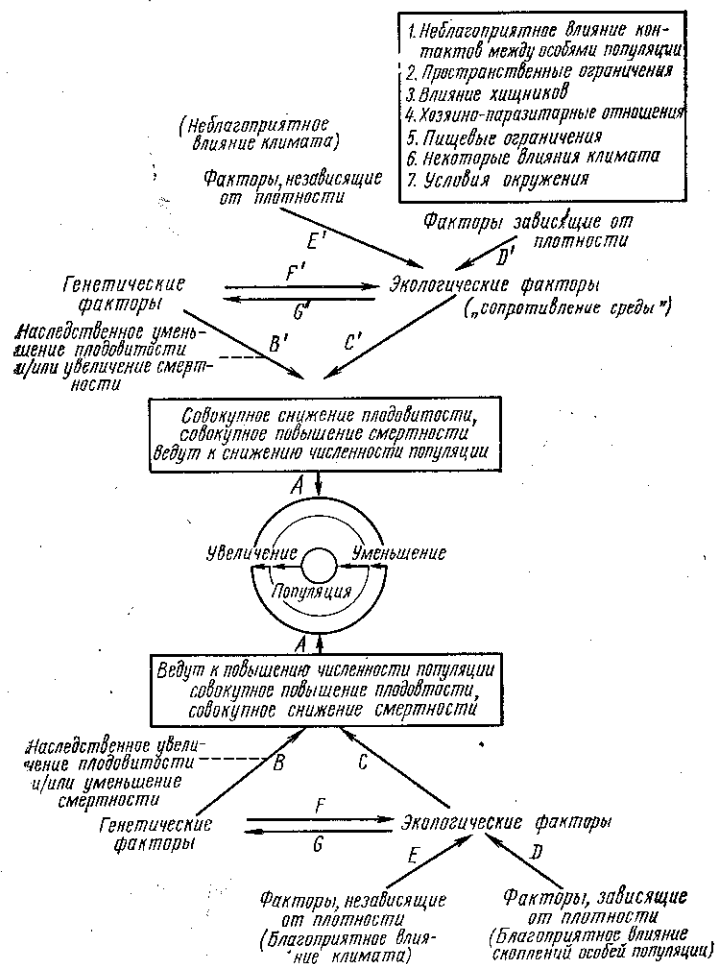


Рис. 90. Схема влияния факторов внешней среды и наследственных свойств на численность популяции (по Олли, Эмерсону, О. Парку, Т. Парку и Шмидту)

мых, вредных для сельского хозяйства, лесоводства и здравоохранения.

В отношении всех насекомых, способных давать вспышки массового размножения, которые изучались до настоящего времени, установлено, что нарастания и падения численности их популяций повторяются с более или менее правильной цикличностью, причем плотность популяций после массового размножения быстро и резко снижается. Примером могут служить графически изображенные данные на рис. 91 о колебаниях численности соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.), сосновой совки (*Panolis flammea* Schiff.) и сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.) с 1911 по 1940 г. в

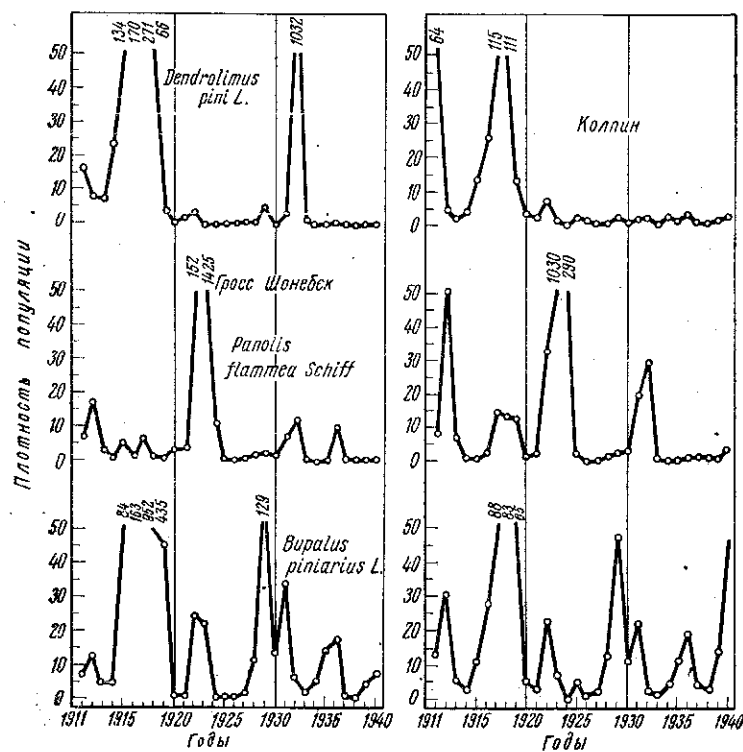


Рис. 91. Популяционные кривые соснового шелкопряда, сосновой совки и сосновой пяденицы в Шёнебеке и Колпине (по Швердтфегеру)

Гросс Шёнебеке и Колпине (45 км севернее и юго-восточнее Берлина).

К сожалению, такие данные за достаточно длительный период времени пока имеются лишь для немногих видов насекомых и очень немногих географических пунктов. Не удивительно поэтому, что механизм, определяющий закономерную цикличность колебаний численности их популяций, понят к настоящему времени еще далеко не достаточно и между экологами идет дискуссия по этому вопросу. Эта дискуссия вызвала в последние годы значительное количество экспериментальных исследований.

Одна школа экологов (Рубцов, 1948, 1953 и др.; Теленга, 1950, 1953, 1956 и др.; Томпсон, 1922—1956; Никольсон, 1958; Холлинг, 1959; Хьюберт, 1962 и многие другие авторы) утверждает, что механизм циклических колебаний численности насекомых определяется почти (или вполне) исключительно факторами среды, зависящими от плотности популяций.

В качестве одного из особенно ярких доказательств этого положения приводится многолетняя практика химической борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений (Никольсон, 1958 и др.). При химической борьбе (исключая лабораторные и лабораторно-полевые условия) можно очень сильно сократить численность вредных насекомых в полях и садах, но если не продолжать применение инсектицидов с частыми интервалами, численность вредителей быстро снова возвращается к прежнему уровню, так как темпы размножения оставшихся вредителей выше темпов их естественной смертности. Уже около 20 лет хорошо известно в практике сельскохозяйственной энтомологии, что после применения химического метода борьбы некоторые вредители вскоре размножаются до уровня еще более высокого, чем он был до борьбы, так как инсектициды могут иногда оказывать более губительное действие на паразитов и хищников вредителей, чем на самих вредителей. Никольсон (1958) называет это «неотрицательной характерной чертой химметода».

На XI Международном энтомологическом Конгрессе в 1960 г. в Вене Новак и Шкурави сообщили, что численность даже плохо летающих и нелетающих насекомых восстанавливается в Чехословакии на посевах

сахарной свеклы на небольших полях уже в 3—5 недель после обработки этих полей дустом ДДТ. Такая же картина наблюдается и на картофельных полях в отношении колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). Даже при обработке инсектицидами больших массивов полей численность вредных насекомых могла быть снижена не более, как до следующего вегетационного сезона.

Сторонники этого взгляда доказывают, что факторы, не зависящие от плотности популяций, как бы ни велико было их значение (например, массовая гибель от холода в зимнее время и т. п.), могут действовать лишь более или менее случайно, а потому, если бы они имели решающее значение в регулировании плотности популяций, то по теории вероятности численность популяции могла бы или возрастать беспрестанно, или упасть до нуля. Хьюберт (1962), проанализировавший метеорологические данные за 80—150 лет в некоторых местностях ГДР, ФРГ и Англии, показал, что наблюдавшиеся вариации метеорологических условий за это время не могли лечь в основу объяснения колебаний численности насекомых.

Большинство энтомологов, настаивающих на исключительной роли факторов среды, зависящих от плотности, полагает, что особенно большую роль должны играть естественные враги насекомых (паразиты, хищники и возбудители их заболеваний). В литературе приведены по этому поводу многочисленные примеры и, как уже говорилось в 14 и отчасти в 11 главах, естественные враги насекомых уже практически довольно широко используются в борьбе с вредными видами. Следует, однако, иметь в виду, что при биологическом методе борьбы с вредителями действуют уже не силы нетронутой природы, а несравненно более мощные антропогенные факторы. Человек сознательно перестраивает природу в желательном для него направлении, а в этом случае не сохраняются и установленные в свободной природе циклические закономерные колебания плотности популяций вредных и полезных видов.

Что касается сторонников исключительного значения естественных врагов насекомых для колебаний численности их популяций, то здесь высказано два противоположных взгляда на относительную роль

паразитов и хищников монофагов и полифагов. Большинство энтомологов — специалистов биологического метода борьбы с вредителями сельского хозяйства — считает, что господствующая роль принадлежит монофагам, особенно четко это высказано Н. А. Теленгою (1953).

Действительно, наиболее крупные успехи в области биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства были получены от применения специализированных энтомофагов (монофагов или очень ограниченных олигофагов), как, например, от применения паразитов *Aphelinus mali* Halid. в борьбе с кровавой яблоневой тлей (*Eriosoma lanigerum* Hausn.) и *Pseudaphicus malinus* Gah. в борьбе с червецом комстока (*Pseudococcus comstocki* Kuw.), или божьей коровки *Vedalia cardinalis* Müll. в борьбе с мучнистыми червецами (*Pseudococcinae*).

Противоположное мнение основывается на том сообщении, что монофаги являются фактором постоянным, к которому насекомое-хозяин более или менее адаптировано, многоядные же естественные враги способны внести дополнительное влияние, действующее лишь в более специфических условиях.

Теория, объясняющая колебание плотности популяций насекомых изменениями численности их естественных врагов, обычно называется паразитарной. Некоторым видоизменением ее является так называемая биоценотическая теория. Приверженцы этой теории (Фридерикс, 1927; Таленгорст, 1939; Викторов, 1955 и др.) подчеркивают многообразие прямых или косвенных связей между всеми видами биоценоза и обосновывают этим необходимость расширения паразитарной теории.

Иной ветвью той же школы, связывающей колебания численности насекомых с плотностью популяций, является теория перенаселения, которая переносит центр тяжести непосредственно на рассматриваемый вид. Предполагается при этом, что жизненные ресурсы вида в любом месте ограничены. Под влиянием перенаселения, при неполном удовлетворении потребности популяции, происходит резкое снижение ее жизнеспособности (падение степени сопротивляемости заболеваниям, уменьшение плодовитости особей и т. п., наблю-

даются взаимные помехи) (Эйдман, 1931, 1934, 1937). Все условия среды могут оставаться благоприятными, но, достигнув максимума плотности под влиянием преимущественно эндогенных факторов, являющихся прямой функцией от плотности, происходит катастрофическое падение численности и затем идет новое нарастание.

Значительным видоизменением теории перенаселения является развиваемая преимущественно Давидсоном, Андриарса (1948) и Соломоном (1949) теория емкости среды, также основанная на убеждении в ограниченности средств существования, но выдвигающая на передний план не эндогенные факторы, а прямую невозможность существования избытка особей при превышении максимальной, возможной при данных условиях плотности популяции. В том или ином виде об ограничении плотности популяции насекомых суммой жизненных ресурсов говорят многие авторы, связывая это обычно с внутривидовой или межвидовой конкуренцией (Головянко, 1926; Ильинский, 1928; Никольсон, 1954, 1958; Кэрн, 1956; Фуллер, 1934; Солт, 1932; Уллиетт, 1950 и др.). На примере навозника *Aphodius howitti* Норе. Керн показал, что при обилии личинок навозника выживаемость их снижается. Фуллер (1934) установил, что на трупе овцы, закопанном в землю через два дня после того, как она сдохла, воспитывается значительно больше личинок мясных мух, чем на трупе незакопанном, хотя на последний мухи и откладывают намного больше яиц. Такая картина, по его мнению, не может найти другого объяснения, кроме конкуренции.

Представление об исключительном значении перенаселения, емкости среды и конкуренции позволили высказать еще одно видоизменение этих теорий — гипотезу рассеяния вида и миграций как регулятора плотности популяций (Тампсон, 1939).

Другая экологическая школа (Бремер, 1928; Цвольфер, 1930 и др.; Боденгеймер, 1928—1936; Эйгенсон, 1948, 1957; Шербиновский, 1952; Уэллингтон, 1954; Воронцов, 1957 и др.) отрицает решающую роль факторов среды, зависящих от плотности популяции, отводя им второстепенное место, а крайние представители этой школы (Поляков и Шумаков, 1940) и вообще роль

факторов среды, зависящих от плотности популяции, при объяснении причин массового размножения насекомых сводят к нулю.

Представители этой школы настаивают на преимущественном значении метеорологических условий. Они особо подчеркивают наличие сезонных колебаний в численности популяций, которые отчетливо выявляют большую роль погодных условий. Андриуарса и Берч (1954), кроме того, цитируя Элтона (1949) говорят, что этот автор и другие приверженцы исключительного влияния биотических факторов среды игнорируют гетерогенность мест, где может обитать животное, лучшую возможность укрыться от естественных врагов в одних местах, чем в других. Ссылаясь на длительное изучение Давидсоном (1948) плотности популяции трипса *Thrips imaginis* Wagn. на розах, Андриуарса и Берч полагают, что ежегодные колебания были обусловлены почти исключительно условиями погоды. Позднее эти самые примеры, которые Андриуарса и Берч считали особенно убедительными, находили в литературе и противоположное истолкование (Соломон, 1957; Никольсон, 1958).

Эта школа экологов развивает теории, получившие название климатических. Как и в отношении ранее изложенных биотических теорий сравнительной оценки различных факторов среды, абиотические (климатические) теории также далеко не идентичны. Одни экологи (Боденгеймер и др.) придают особенно большое значение колебаниям температуры, так как влияние температуры на активность насекомых, быстроту их онтогенеза, продолжительность имагинальной жизни, а во многих случаях и на плодовитость, экспериментально доказана (см. главу 6). Цвольфер (1934) обращал внимание, указывая в качестве примера на бабочку монашенку (*Lymanthria monacha* L.), и на влияние температуры на численные соотношения самцов и самок в потомстве.

Другие авторы видят наибольшее влияние на колебание численности насекомых влажности и осадков (Ильинский, 1938—1955; Лозовой, 1957 и др.). Третьи приписывают ведущую роль солнечной радиации, числу безоблачных дней (Лаушер, 1948, 1953).

Большинство приверженцев климатических теорий

говорит о комплексе метеорологических условий и особенно о влиянии сочетаний температуры и влажности, или температуры и осадков, о чем обстоятельные специальные работы осуществлены в отношении марокканской кобылки (*Doclostaurus maroccanus* Thrb.) Уваровым (1932). В главе 7 уже были приведены также многие другие примеры влияния сочетаний температуры и осадков на смертность насекомых, а следовательно, и на плотность их популяций.

Отмечалось в литературе и чрезвычайно большое влияние на начало и конец вспышек массового размножения насекомых атмосферной циркуляции (Пятницкий, 1950; Щербиновский, 1952; Уэллингтон, 1954; Воронцов, 1957, 1962). А. И. Воронцов (1957, 1962) развивает так называемую синоптическую теорию массовых размножений насекомых, при этом обращается внимание на территориальное продвижение периодов массового размножения насекомых с запада на восток. Некоторые авторы (особенно Щербиновский, 1952; Эйгенсон, 1957 и др.) отмечают большое влияние на численность популяций периодических смен солнечной активности, обуславливающих погодные изменения.

В последнее время все больше осознается несомненная комплексность действия всех факторов внешней среды, как это многократно отмечалось в предыдущих главах. Отсюда появились и новые теории для объяснения механизма, определяющего колебания численности популяций. Такова, в частности, теория градоцена Швердтфегера (1941, 1944, 1945) (см. рис. 6), который учитывает как абиотические, так и биотические факторы среды, но теория эта ошибочно требует саморегулируемого стремления популяции к равновесию. Варли (1949) характеризует градоцен как теорию мистическую. Еще более ошибочна теория сопротивления среды и биотического потенциала, разработка которой была начата с 1925 г. Чепманом, имевшим в виду почти исключительно абиотические факторы. Позднее же, начиная с 30-х годов, в эту теорию были подключены и факторы биотические. Цвольфер (1930) дал для этой теории математическую формулу, предложив вычитать из биотического потенциала влияние естественных врагов насекомых. Идеа-

листическая сущность этой теории уже была ранее освещена в главе 2.

Несмотря на совершенно правильную установку о комплексном влиянии факторов среды, на основе ее пока еще не было создано достаточно удовлетворительной теории, которая полностью объясняла бы основные закономерности колебаний плотности популяций.

Помимо теорий, основанных на более или менее логических предположениях и фактах, появились и другие теории, которые, не имея реальных оснований, не находили приверженцев, как, например, высказанная Томпсоном (1956) гипотеза врожденного ограничения численности организмов, которая по его собственному мнению с философской стороны «граничит с метафизикой». Между прочим, Томпсон в этой работе отрицает и реальность понятия «популяция». По этому автору «в действительности существуют только реальные особи в реальном мире» и «они одни имеют силу приспособления», «популяции же существуют лишь в уме».

Такого же типа гипотеза была высказана в 1940 г. Белановским, который полагал, что колебания численности насекомых в основном являются следствием «спонтанных» изменений их плодовитости. Идеалистичны и не нашли приверженцев высказывания Франца (1950) о наличии особых генов, регулирующих численность животных.

Наличие различных школ и многообразие теорий механизма регулирования плотности популяций насекомых несомненно объясняются не только недостатком накопленных наукой фактических материалов, но и тем, что разные виды насекомых на один и тот же фактор среды реагируют далеко не одинаково, как отчасти это уже было видно из материалов, приведенных в предыдущих главах. Видовая специфичность реакций организмов на факторы внешней среды в последние годы неоднократно подчеркивалась в литературе (Наумов, 1963; Наумов и Никольский, 1962 и др.).

Вполне подобные факторы внешней среды и независимо от видовой принадлежности насекомого могут иметь различное значение для численности различных географических популяций.

Неоднократно указывалось в литературе, что в тех местах, где климатические условия обычно благоприят-

ствуют размножению данного вида, или где эти условия мало варьируют в отдельные годы, как, например, в тропиках, там для регуляции численности популяций особое значение приобретают факторы среды, зависящие от густоты населения данного вида (Наумов, 1963; Никольсон, 1958 и др.).

Так, например, в Бухарской области метеорологические условия в редкие годы оказываются неблагоприятными для размножения листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis* Hbst.). Он почти ежегодно дает там массовое размножение, нанося катастрофические повреждения люцерновым полям, если в хозяйствах не проводят своевременных истребительных мероприятий. Все же численность люцернового слоника подвержена в отдельные годы значительным колебаниям, что заметно отражается на урожае. Колебания численности, как показали наши исследования, здесь почти целиком обусловлены паразитами, преимущественно энтомофторовым грибом *Tarichium phytonomi* Jasz. и наездником *Canidia exigua* Grav. На основе учетов численности личинок слоника на площади 20 га на Ширабудинской опытной сельскохозяйственной станции в окрестностях Бухары и определения степени их зараженности паразитическим грибом и наездником, а также наездника паразитом второго порядка — *Habroctus crassinervis* Thoms. нам в течение трех лет подряд удавалось довольно точно прогнозировать численность вредителя на год вперед (Яхонтов, 1934) (рис. 92).

В местах же, где климатические условия далеко не всегда благоприятны для вида, особенно близ границ его ареала (Никольсон, 1957 и др.) или в северных районах (Наумов, 1963), там факторы, зависящие от плотности популяции, имеют относительно меньшее значение и относительно большее значение — погодные условия.

Все вышесказанное относится к периодическим колебаниям плотности популяций за более или менее длительные периоды времени. Что же касается густоты населения вида в отдельные сезоны, то в настоящее время накоплено уже достаточно сведений, показывающих наличие наиболее ответственных для популяций периодов. В местах с умеренным и холодным климатом численность особей многих видов резко падает за зимний



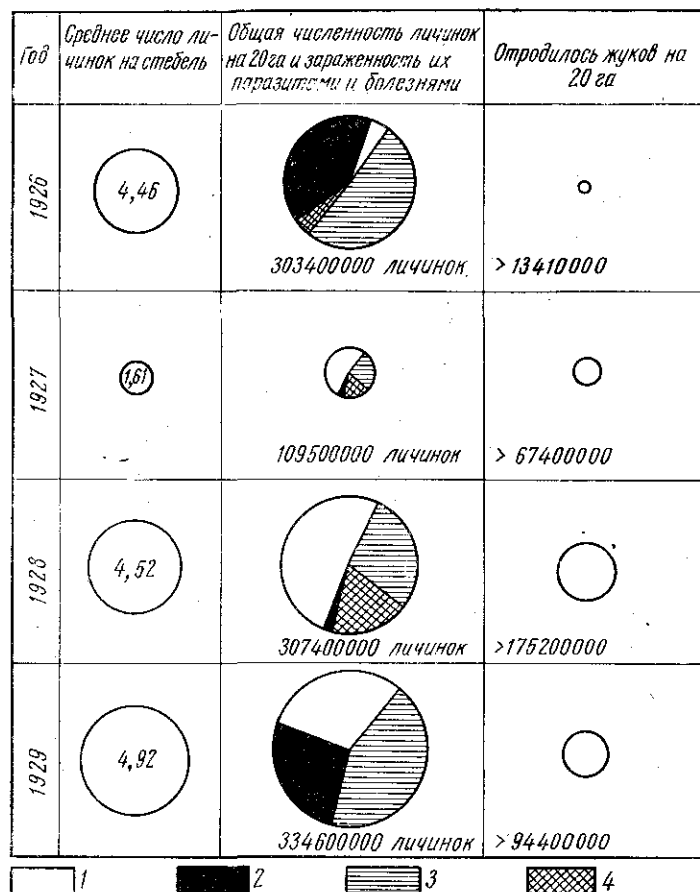


Рис. 92. Баланс листового люцернового слоника на 20 га люцерны в окрестностях Бухары в течение четырех последовательных лет (ориг.):

1 — люцерновый слоник, 2 — паразитные грибы, 3 — паразиты-насекомые, 4 — сверхпаразиты

период, особенно если зимние температуры были ниже обычных. В местностях с тропическим климатом резкое падение численности насекомых происходит в сезон дождей. Не следует все же думать, что обычные сезонные колебания плотности популяций зависят только от условий погоды. Отдельные сезоны характеризуются и мас-

совым истреблением насекомых паразитами или хищниками. Например, в предгорьях Средней Азии саранчовые насекомые в массе истребляются розовым скворцом (*Pastor roseus* L.) в период выкармлики его птенцов. Сезонные изменения численности зависят также и от фаз развития насекомых, так как почти всегда до имгинального состояния дорастает сравнительно небольшой процент особей.

Так или иначе, закономерности сезонных изменений численности насекомых к настоящему времени несравненно более ясны, чем закономерности периодических градологических колебаний. В связи с этим отмечалось (Моррис, 1957), что для правильной, сравнительной оценки значения отдельных факторов среды важно учитывать численность популяций в течение нескольких, во всяком случае больше, чем одной, генераций. Только в этом случае могут быть выявлены градологические тенденции популяций. Колебания более высокого уровня потенциально более важны, важно также длительное постоянство действия того или иного фактора, обуславливающего смертность насекомых. Детерминировать тенденцию в характере колебаний плотности популяции могут не только факторы, обуславливающие высокую, но и низкую, варьирующую, смертность. На примере анализа материалов по колебаниям численности сосновой почковой вертушки *Choristoneura fumiferana* Clem. в Канаде, Моррис (1957) показал, что значение факторов среды, обуславливающих смертность насекомых, для понимания колебаний плотности популяций не пропорционально уровню смертности, как это полагали ранее Боденгеймер (1938) и его последователи.

В последние четыре десятилетия, и особенно за самое последнее время для разрешения основных свойств и закономерностей динамики численности организмов, стало все шире использоваться математическое моделирование, основанное «на использовании глубоких аналогий, возникающих между техническими системами и биологическими объектами в очень широком диапазоне» (Сисакян, 1962).

Принципом математической модели является наличие взаимной обусловленности величин (функциональной, корреляционной и т. д.), такая обусловленность уменьшает число реализуемых возможностей (Эшби,

1962) и с той или иной долей вероятности можно предвидеть характер и размах колебаний численности организмов при воздействии различных факторов среды. Для построения математических моделей не является обязательной непрерывность взаимосвязи различных величин.

Многие биологи считают, что любые теоретические выводы выигрывают в четкости и доказательности, если их можно выразить математически (Терентьев, 1961 и др.). Математические модели динамики численности популяций путем чисто математических преобразований позволяют перестраивать созданные математические уравнения и объяснять сущность явлений, непосредственно не вытекающую из наблюдений или учетов численности. Они могут позволить дать сравнительную оценку влияния различных факторов среды в той или иной конкретной обстановке. В деле борьбы с вредными насекомыми они должны обеспечить более правильную оценку эффективности каждого из предпринимаемых человеком мероприятий (применение инсектицидов, энтомофагов, агротехнических приемов и т. д.), хотя бы эти мероприятия и применялись комплексно.

Полезность математического моделирования для развития науки и обеспечения больших практических достижений уже неоспоримо подтверждена развитием кибернетики. Решительную роль сыграли математические модели в области физики. Необходимо все же обратить внимание на то обстоятельство, что в основе развития математического моделирования физических закономерностей лежали точно доказанные факты и экспериментальные материалы и это обеспечивало большую реалистичность теоретических допущений. История развития физики учит, что наиболее точные выводы обеспечиваются при правильном сочетании индуктивных и дедуктивных методов исследования<sup>1</sup> (Уатт, 1961, 1962).

В популяционной же экологии накоплено, или вернее достаточно проанализировано, пока еще слишком мало фактических материалов, поэтому при построении

<sup>1</sup> Индукция — логический метод, суммирующий частные случаи, отдельные факты и обеспечивающий их обобщение, общие выводы. Дедукция — логическое умозаключение, вытекающее из общих суждений для применения к частным случаям.

математических моделей приходилось использовать весьма условные аналогии и очень слабо обоснованные дедуктивные допущения при разнохарактерном объяснении влияния основных факторов среды, определяющих колебания численности насекомых. Не удивительно, что хотя к настоящему времени и предложено уже много математических моделей для динамики плотности популяций, ни одна из них еще не была признана достаточно удовлетворительной, а Андриарса и Берч (1954) вообще сомневаются в возможностях математически моделировать биологические явления. Они пишут, что «экологи и особенно математики со слабым знанием биологии» используют в своих математических моделях символы, которыми они означают качества животных, «с символами затем манипулируют согласно правилам математики и, наконец, заключения переводятся в слова, которые имеют целью описать некоторые биологические законы». Андриарса и Берч называют это «трюком», так как «животные слишком сложны, чтобы быть представлены символом». Однако сами Андриарса и Берч строят свои заключения из гипотетической популяции, наделяя гипотетические особи некоторыми предположительными свойствами.

Все ранние математические модели популяционной динамики (Томпсон, 1922, 1924, 1939; Лотка, 1923, 1932; Вольтерра, 1937, 1938; Бейли, 1931, 1933; Никольсон и Бейли, 1931, 1935) основаны на более или менее логичных, но априорных, не вытекающих из наблюдений опыта или практики, допущений в отношении плодovitости, смертности, конкуренции, влияния паразитизма и хищничества.

Едва ли не первым выразил хозяино-паразитные численные взаимоотношения в виде определенной формулы В. Томпсон (1922, 1924); этими формулами нередко пользовались в биологическом методе борьбы с вредными насекомыми при интродукции отсутствующих в данной местности паразитических насекомых, чтобы приближенно определить, в какой срок завезенный паразит мог бы подавить вредителя. В этой формуле учитываются первоначальное количество вредителя —  $n$ , количественное соотношение самцов и самок вредителя —  $i$ , среднее число откладываемых яиц каждой самкой вредителя —  $h$ , первоначальное количество вы-

пускаемых паразитов —  $p$ , количественное соотношение полов (самцов и самок) у паразита —  $f$ , среднее число откладываемых яиц каждой самкой паразита —  $s$ , произведение  $i$  на  $h = w$  — общая плодовитость вредителя; произведение  $f$  на  $s = z$  — общая плодовитость паразита.

Отсюда формула имеет вид:

$$nw - pz = x_1$$

и определяет число вредителей  $x_1$ , которое остается незараженным первым поколением паразита, или:

$$w(mw - pz) - pz_2 = x_2,$$

короче

$$wx_1 - pz_2 = x_2,$$

$x_2$  — число вредителей, которые остаются незараженными вторым поколением паразита;

$$wx_2 - pz_3 = x_3,$$

$x_3$  — число вредителей, которое остается незараженным третьим поколением паразита;

$$wx_3 - pz_4 = x_4,$$

$x_4$  — число вредителей, оставшееся незараженным четвертым поколением паразита и т. д.

Из материала всех предыдущих глав, однако, видно, что эта формула может иметь лишь сугубо приближенное значение, так как она не учитывает, что гибель хозяина зависит не только от зараженности выпущенным паразитом, но и от многих других биотических и абиотических причин. Паразиты в каком-то количестве также погибают в каждом поколении, причем численное соотношение гибели паразитов и хозяев от различных причин может быть неодинаковым и колебание этого соотношения может оказаться различным в разное время.

Кроме того, формула Томпсона не учитывает многих сторон взаимоотношения паразита и хозяина. Она не учитывает и зависимость поражения хозяина паразитом от плотности их популяций. Например, в опытах Солта (1936) (рис. 93) в лабораторной популяции зерновой огневки (*Sitotroga cerealella* Oliv.) яйцеед *Trichogramma evanescens* Westw. при известном уровне уничтожения хозяина и нарастания его численности откладывал в

яйцо огневки по два и даже по три яйца, в результате погибали не только яйца хозяина, но и яйца или личинки трихограммы и все же некоторое число яиц огневки оставалось не найденным паразитами. Вероятность встречи паразита и хозяина резко изменялась.

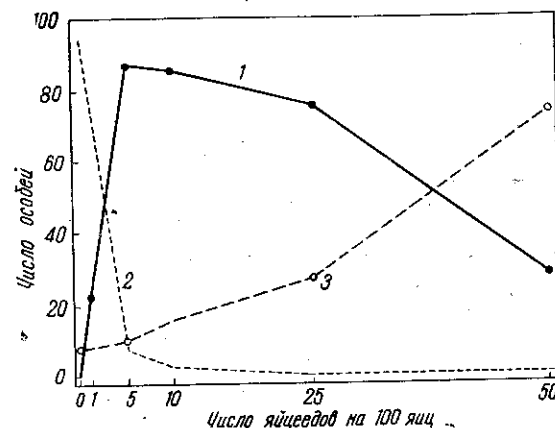


Рис. 93. Влияние увеличения плотности популяции яйцееда *Trichogramma evanescens* Westw. на численность популяции хозяина — зерновой огневки (по Солту):

1 — потомство паразита, 2 — число яиц хозяина, избежавших нападения паразитов, 3 — число перезараженных яиц хозяина, из которых не отродился ни паразит, ни хозяин.

Одной из наиболее разработанных моделей этой серии, долгое время пользовавшейся наибольшим признанием, является модель Лотка — Вольтерра (1931). Вольтерра учитывал роль факторов среды, но все же произвольно допускал, что климат данной местности устойчиво благоприятен для вида.

Кроме того, плодовитость и смертность признавались им независимыми от плотности популяции, что, как было показано ранее, далеко не всегда справедливо. На рис. 94, где представлены данные лабораторной популяции *Tribolium confusum* L., видно, например, что темпы размножения находятся в зависимости от плотности популяции. В опытах Утида (1941) с китайской зерновкой (*Callosobruchus chinensis* L.) среднее число потомков на самку до некоторой критической плотности жуков увеличи-

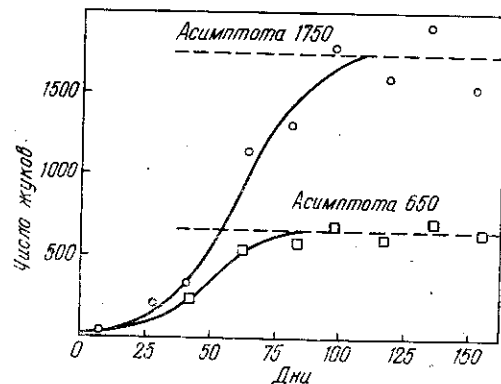


Рис. 94. Логистическая кривая роста двух лабораторных популяций малого мучного хрущака (*Tribolium confusum* Duv.). Верхняя кривая — в 64 г муки, нижняя — в 16 г муки (по Гаузе)

валось, но когда число жуков в контейнере достигало 192, плодовитость жуков снижалась. При этом темпы изменений плотности популяций при разной относительной влажности воздуха (32, 52 и 72%) были неодинаковыми (рис. 95). Факторы среды, независимые от плот-

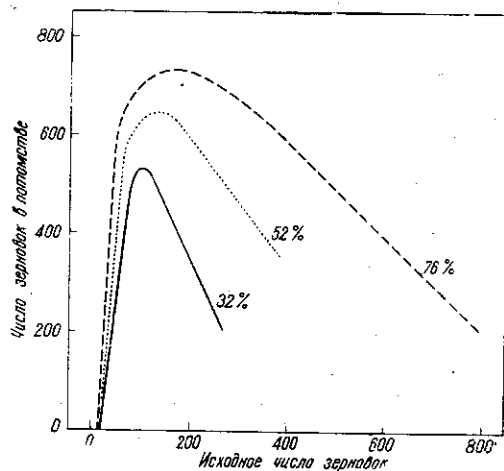


Рис. 95. Отношение между плотностью популяции китайской зерновки, численностью потомства и относительной влажностью воздуха (по Утида)

ности популяции, таким образом, могут оказывать влияние и на действие факторов, зависящих от плотности.

В первых формулах Вольтерра:

$$\frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon_2 - \gamma_2 N_1) N_2,$$

где  $N_1$  и  $N_2$  — число особей жертвы и хищника;

$\epsilon_1$  и  $\epsilon_2$  — коэффициенты прироста популяций (темпы размножения минус темпы смертности);

$\gamma_1$  и  $\gamma_2$  — константные коэффициенты истребления насекомым хищником. Предположена независимость темпов размножения и гибели от плотности популяций, и сам Вольтерра, и независимо от него Лотка (1923) поняли ошибочность сделанного допущения. Вероятность числа встреч хищника и жертвы зависит от плотности популяции. Константами являются функции от  $N_1$  и  $N_2$ . Константность величин  $\epsilon_1$  и  $\epsilon_2$  также может быть справедливой лишь для специфических случаев, но не правилом.

В уравнении Лотка вероятность числа встреч паразита или хищника и жертвы произвольно и ошибочно допускается прямо пропорциональной плотностям их популяций.

В литературе имеются обстоятельные критические замечания в отношении математических уравнений Лотка — Вольтерра (Андрюарса и Берч, 1934; Бевертон и Холст, 1957; Никольсон и Бейли, 1935; Уллиетт, 1953; Уатт, 1959 и др.). Эти математические модели и подобные им не отражают действительных биологических систем, существующих закономерностей в природе.

То же относится и к математической модели Никольсона — Бейли (1935), также довольно популярной в популяционной экологии тридцатых и начала сороковых годов. Эта модель предназначена для анализа влияния лишь одного фактора (в частности хищников).

Если  $h$  — плотность популяции насекомого,  $K$  — пропорция  $h$ , находящаяся под воздействием изучаемого фактора,  $S = h(1 - K)$  — остающаяся численность популяции,  $n$  — какая-либо (любая) генерация насекомого,  $n + 1$  — следующая после  $n$  генерация,  $F$  — степень

нарастания численности популяции от генерации к генерации, когда  $K = 0$ .

При таком обозначении:

$$h_{n+1} = Fh_n(1 - K_n) = FS_n,$$

или

$$\log h_{n+1} = \log F + \log h_n + \log(1 - K_n) = \log F + \log S_n.$$

Изменения в популяции животных геометричны, а не арифметичны и поэтому есть преимущества в применении  $\log h$  по сравнению с  $h$ . На этом основании увеличение плотности популяции, например, от 2 до 4, имеет ту же величину, что и от 200 до 400.

Помимо некоторых неответствующих действительности допущений, формула Никольсона—Бейли приводит к выводу о возможности неограниченного роста поражаемости хозяина хищником с увеличением плотности того или другого. Холлинг (1959) говорит, что в таком случае приходилось бы говорить об абсурдной неограниченности аппетита хищника.

Все же при некоторых условиях математическая модель Никольсона и Бейли отражает соотношения численности паразита или хищника и их жертвы довольно близко к действительности. Де Бач и Смес (1941) испытывали, правда в довольно упрощенном опыте, их уравнение на примере комнатной мухи (*Musca domestica* L.) и наездника *Mormoniella vitripennis* Wlk., поражающего ее pupарий. Подсчет производился в течение семи генераций мухи и паразита. Теоретически полученные и фактические данные оказались весьма близкими. К сожалению, подсчет не был продолжен до 13 поколения, где по формуле намечается очень интересный перелом в численности как хозяина, так и паразита (рис. 96).

В других условиях проверка этой формулы показала уже очень значительное отклонение от данных, полученных эмпирически, в частности это относится и 12-летним учетам численности вредителя сосны и ели *Acleris variana* Fenn. и соснового пилильщика (*Diprion hercyniae* Htg.), численность которых не лимитировалась наличием пищи.

В формуле Никольсона — Бейли один варьирующий фактор и отсюда могло вытекать, что  $S_n = h_n(1 - K)$ , в действительности же на изучавшихся вредителей

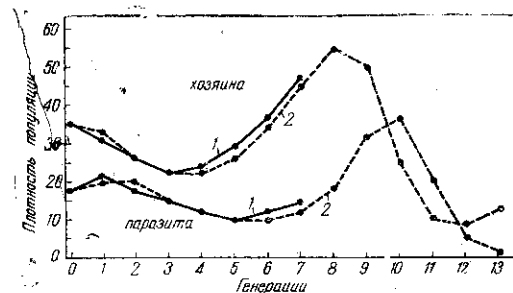


Рис. 96. Соотношение изменяющейся плотности популяций комнатной мухи и ее наездника *Mormoniella vitripennis* Wlk. (по Де-Бачу и Смесу):

1 — эмпирические данные, 2 — по теоретическим вычислениям

одновременно с паразитами и хищниками действовали и другие факторы (Моррис, 1959).

Несмотря на доказанную ошибочность ранних математических моделей динамических популяционных систем с применением произвольных допущений, идеи Лотка — Вольтерра не только не отмерли, но и находят за последнее время широкое применение в видоизмененном виде. Это объясняется тем, что простые уравнения Лотка — Вольтерра легко преобразуются в стохастическую форму<sup>1</sup>. Появились новые модели (Барлетт, 1949, 1957, 1960; Лесли, 1957, 1958; Вильямс, 1961 и др.) — стохастические двойники первых. Барлетт (1960), например, для анализа изменений численности популяций и стационального распределения организмов рекомендует использовать Марковский процесс  $N(t)$ , где  $N$  (численность популяции) может принимать значение 0, 1, 2... и за промежуток времени  $t, t+dt$  может меняться на +1 или -1 при различных вероятностях. Увеличение или уменьшение на единицу происходит при рождении или гибели отдельной особи.

Вильямс (1961) для той же цели с дифференцированным учетом смертности насекомых в различных

<sup>1</sup> Стохастическими процессами (от греческого слова стохастис — догадка) называют случайные или вероятные процессы, допускающие исследование на основе теории вероятности.

фазах считает возможным использовать формулу преобразования Лапласа<sup>1</sup> и т. д.

В последнее время экологи осознали все же, наряду с использованием теории вероятностей, необходимость анализа фактических материалов для построения наиболее приближающейся к действительности теории динамики численности популяций и важность максимально возможного устранения допущений, правильность которых сомнительна. Это отразилось и на усовершенствовании математического моделирования. На основе длительного изучения динамики популяций еловой почковой вертушки (*Choristoneura fumiferana* Clem.) и ее паразитов *Apanteles fumiferanae* Vier. и *Glypta fumiferanae* Vier. две такие математические модели были построены в недавнее время Миллером (1959, 1960).

В связи с комплексным влиянием на численности популяций многих взаимодействующих факторов приходится развивать математические модели все более сложные, а особенно в тех случаях, когда вовлекаются и антропогенные факторы. Например, установлено, что действие инсектицида находится в зависимости от температуры, а последняя влияет и на плодовитость и быстроту развития паразита и хозяина; плотность популяции паразита и хозяина также влияют на размножение паразита. Отсюда температура, концентрации инсектицида, условия агротехники, плотность паразита и хозяина и т. д. комплексно влияют на численность хозяина. Многие факторы среды одновременно и разнохарактерно влияют на плотность популяций. Например, температура может оказывать как непосредственное влияние, вызывая смертность насекомого, изменяя его плодовитость или быстроту его развития, так и косвенно — через влияние на качество пищи и т. д.

При таких условиях математическая модель может достигать чрезвычайно большой сложности.

В последнее время при построении математических моделей требуется, чтобы преобразования уравнений модели могли бы не просто констатировать, но и объяснять явление. Например, Уатт (1962) подчеркивает, что если даже модель позволяет правильно предсказать,

что паразит *A* более эффективен для биологической борьбы с вредителем, чем паразит *B*, то такая модель все же менее полезна, по сравнению с моделью, объясняющей явление. Это требование также ведет к усложнению математических моделей.

Другое требование, которое начинают предъявлять экологи к моделированию, — возможность при помощи моделей анализировать не только отдельные явления, а и комплексные экологические системы (Моррис, 1962; Уатт, 1959).

Математическая модель комплексных экологических систем явлений получает большое число независимых переменных величин.

Математическое моделирование последнего времени с указанных позиций выявило недостаточность фактических материалов для устранения произвольных допущений и определило узловые вопросы для очередных экологических и физиологических исследований. Так, например, выявлено много недостатков даже в определении значения температуры и влажности в различных условиях. Различные механизмы взаимодействия биотических и абиотических факторов познаны еще далеко не достаточно (Холлинг, 1961; Мук, 1960 и др.).

Очень большая сложность более полноценных комплексных математических моделей динамики популяций породила в последнее время тенденцию разбивать системы явлений на ряд последовательно действующих компонентов — «блоков приближения», из последних выделять отдельные группы элементов и строить сначала так называемые «суб-суб-модели», пригодные затем уже для построения «субмоделей», а выводы из последних уже могут быть использованы и для окончательной математической модели, которая в этом случае очень сильно упрощается (Уатт, 1961; Моррис, 1962).

Впрочем, учитывая, что не все факторы среды имеют одинаковую важность, есть предложения упрощения моделей и за счет анализа лишь ведущих факторов. Так, например, Холлинг (1959) допустил, что в упрощенной системе «хищник — жертва» основное значение для истребления жертвы имеет плотность ее популяции, после этого он создал лабораторную имитацию такой системы. На столе площадью в 3 кв. фута он прикалывал кнопками кружки наждачной бумаги раз-

<sup>1</sup> Марковские процессы (стр. 399) и преобразование Лапласа — различные виды исследования применительно к теории вероятности.

мером по 4 см в диаметре. Эти кружки символизировали жертву. Хищника изображал поставленный у стола человек с завязанными глазами. В течение одной минуты он отыскивал кружки на ощупь и убирал их. Затем поиски последовательно повторялись еще 7 раз при изменяющихся «плотностях» кружков. Эта работа позволила создать уравнение:

$$y = a T_s \cdot x,$$

где  $y$  — число убранных дисков;

$T_s$  — время, нужное для поисков;

$x$  — «густота дисков»;

$a$  — константный коэффициент скорости поисков.

Если же учесть константное время, необходимое на то, чтобы убрать кружок, то:

$$T_s = T_t - by,$$

и, заменяя в первом уравнении  $T_s$  его значением из второго уравнения, получаем:

$$y = a (T_t - by) x.$$

Конечно, в таком лабораторном эксперименте допускались не вполне обоснованные отклонения. Приходится, например, предполагать, что жертва никак не реагирует на присутствие хищника и неподвижна все время. В дальнейшем опыт был несколько усложнен, причем  $a$  уже не принималось за константу, а являлось величиной варьирующей и вводилось понятие насыщения хищника и отдых его в сытом состоянии обозначался буквой  $d$ . Математическая модель несколько усложнилась:

$$y = \frac{T_t a x}{1 + (b + d)x}.$$

Все же, конечно, она кажется очень искусственной и упрощенной. Несмотря на это, автор утверждает, что его модель оказалась пригодной для анализа экспериментальной популяции в природе, когда на определенной площади размещалось определенное число коконов пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoffr., а в другом случае — *N. lecontei* Fisch., которых отыскивало определенное число мелкого млекопитающего *Dohlbominus fuliginosus* Ness. Автор пришел также к выводу, что эта

формула дает результаты, близкие к опубликованным материалам (Уллиетт, 1949) о паразитизме *Cryptus inornatus* Pratt. на куколках лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) и к некоторым другим опубликованным материалам по влиянию паразитов на численность хозяина.

Тем не менее формула Холлинга к настоящему времени другими авторами пока не применялась и вряд ли может быть признана достаточно обоснованной.

Упрощение комплексных математических моделей обычно вызывается невозможностью учесть все факторы среды, влияющие на численность популяций (Моррис, 1959), но исследователи стремятся учесть возможно большее число факторов, устраняя чрезмерные сложности моделей указанными ранее способами.

Есть попытка обосновать при помощи математики и идеалистические взгляды на динамику популяций. В этом случае используется логистика — идеалистическое извращение математической логики, превращение логики в символическое исчисление. Впервые такая попытка была сделана еще в 1838 г. Ферхалстом для динамики народонаселения на основе известных взглядов Мальтуса. Ферхалст создал так называемую логистическую кривую роста численности населения. В 1920 г. Пэрл и Ридд возродили теорию Ферхалста, а в 30-е годы она уже довольно часто фигурировала и в биологии, особенно отчетливое выражение она получила в отношении динамики популяций насекомых в работах Гаузе (1934 и др.), Пирла (1930 и др.), Боденгеймера (1937) и др., а в зарубежной литературе она часто применяется и сейчас (Томас Парк, 1939, 1950 и др.).

Логистические построения обосновываются уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = bN \frac{(K - N)}{K},$$

где  $b$  — максимально возможный темп плодовитости вида;

$N$  — численность популяции в какой-либо момент;

$t$  — время или возраст;

$K$  — максимально возможная в данных условиях численность популяции.

В словесной форме это выражается так: темп роста популяции — это произведение максимально возможного потенциального темпа роста популяции за единицу времени на степень реализации потенциальных возможностей роста.

Логистическая кривая динамики численности популяции должна всегда сначала медленно, потом быстро нарастать, достигать периода равновесия и затем снижаться, она должна быть сигмовидной, S-образной (см. рис. 94, 97). Допускается, что на протяжении логистической кривой могут быть некоторые колебания плотности популяции, однако роль среды при этом по существу сводится лишь к определению уровня, до которого должна подняться плотность популяции.

Логистические построения находили подтверждение в экспериментальных данных лабораторных популяций, где жизненные ресурсы были ограничены, и в отдельных популяциях колониальных организмов. В отношении насекомых это было продемонстрировано, в частности, на примере лабораторного размножения плодовой мушки (*Drosophila melanogaster* L.) (Пирл, 1930), для малого

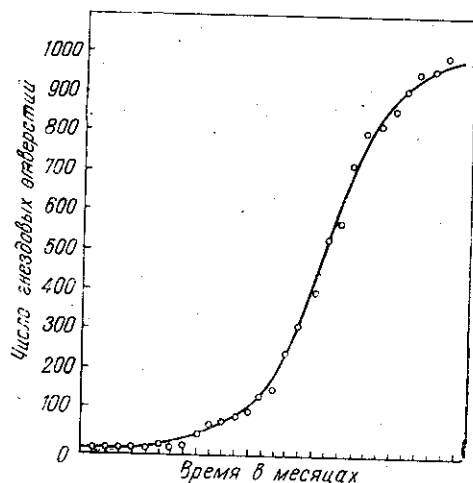


Рис. 97. Логистическая кривая роста популяции рабочих в гнездах муравья *Atta sexdens rubropilosa*; предполагается, что число гнездовых отверстий муравейника пропорционально числу муравьев (по Битанкурту)

мучного хрущака (*Tribolium confusum* Duv.) (Гаузе, 1931, 1934) (см. рис. 94). Из общественных насекомых данные имеются для муравья *Atta sexdens rubropilosa* (Битанкурт, 1941) (см. рис. 97), муравья *Lasius alienus*, термита *Neotermes tectonae*, домашней пчелы и ос (Vespidae) (Боденгеймер, 1937).

Из подсчетов численности популяций не общественных насекомых, которые приближаются к логистической кривой, сведения имеются едва ли не для единственного вида — трипса *Thrips imaginis* Vagn. на розах (Дэвидсон, 1944). Однако при приближении кривой к ее верхним пределам она уже диссонирует с теорией. Позднейшая работа по колебаниям численности этого вида трипсов (Дэвидсон и Андриуарса, 1948) показала гораздо более близкое соответствие не логистической кривой, а уравнению, разработанному Андриуарсой и Бёрчем (1954).

Защитники теории логистической кривой, принимая ее как нечто предвзятое, как догму, при несоответствии ей экспериментальных лабораторных данных и особенно природных популяционных подсчетов, склонны объяснять эти несоответствия лишь ошибками при взятии проб или образцов для подсчета, или необычными биологическими свойствами вида, а также необычными особенностями среды (Томас Парк, 1950).



## ЛИТЕРАТУРА

- Акимов М. П. Понятие жизненной формы и его использование в экологических исследованиях. III эколог. конф. Тез. докл., т. I. Киев, 1954.
- Акимов М. П. Экология животных. Киев, 1959.
- Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев. ДАН СССР, т. XVI, № 6, 1937.
- Арнольди К. В. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков *Tentyria pomus* Pall. (Coleoptera, Tenebrionidae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VI, вып. 4, 1941.
- Арнольди К. В. Об избирательном спаривании при внутривидовой дифференциации. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 1, 1946.
- Арнольди К. В. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3, 1952.
- Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 11, 1957.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. Жесткокрылые — Coleoptera. Сб. Животный мир СССР, т. II. М.—Л., 1948.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. О некоторых основных понятиях экологии применительно к учению о биоценозе. Вопр. экол., т. IV. Киев, 1962.
- Бахметьев П. Итоги моих исследований об анабиозе насекомых и план его исследований у теплокровных животных. Изв. АН, т. XVII, № 4, 1902.
- Бей-Биенко Г. Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. Тр. по Защ. раст., сер. энтомол., т. I, № 1, Л., 1930.
- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые и кожистокрылые. Сб. Животный мир СССР, т. III. М.—Л., 1950.
- Бей-Биенко Г. Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи. Энтомол. обзор., т. XL, вып. 4, 1961.
- Беккер Э. Г. Collembola и споровые растения. Зоол. журн., т. XXVI, 1947.
- Беклемишев В. Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов. Тр. Пермск. н.-и. ин-та, т. VI, вып. 3—4. Пермь, 1934.
- Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Тр. по защ. раст., т. I, вып. 2. Л., 1937.
- Беклемишев В. Н. О сравнительном изучении жизненных схем у кровососущих членистоногих. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. XI, № 3, 1942.
- Беклемишев В. Н. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней, поражающих человека. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 1, 1955.
- Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. Зоол. журн., т. XXXVIII, вып. 8, 1958.
- Беляев М. М. Окраска животных и естественный отбор. М., 1947.
- Берг Л. Климат и жизнь. М., 1947.
- Березина В. М. Личиночное питание восточного майского хруща. Тр. Всес. ин-та защ. раст., вып. 8. Ставрополь, 1957.
- Бобинская С. Г. Выяснение факторов, обуславливающих поведение взрослой формы шелкоунов. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1939 г. М., 1940.
- Богачев А. В. Реликтовые элементы в фауне восточной части АзССР. Изв. Аз. филиала АН СССР. Баку, 1938.
- Богданов-Катыков Н. Н. Вредители и болезни батата. Л., 1933.
- Боргардт А. А. О стационарных состояниях в модели Вольтерра. Биодизика, т. 7, № 2, 1962.
- Бернадский В. И. Биосфера. М., 1936.
- Викторов Г. А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 2, 1955.
- Викторов Г. А. Биология *Limneria fasciatus* Thoms. (Hymenoptera, Ichneumonidae) — паразита бобовой огневки. Энтомол. обзор., т. XXXVII, вып. 3, 1958.
- Викторов Г. А. Биоценоз и вопросы численности насекомых. Журн. общ. биол., 21, № 6, 1960.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения продуктивности и трофических связей в экосистемах. Вопр. экол., т. IV, по материалам IV экологич. конференции. Киев, 1962.
- Виноградов Б. С., Арнольди Л. В., Тугаринов А. Я., Чернов С. А., Штакельберг А. А. Приспособления животных к жизни в пустыне. Животный мир СССР, т. II, изд. АН СССР. М., 1958.
- Владимирский А. П. Количественный учет фауны, обитающей на листьях деревьев. Тр. Ленингр. общ. естеств., т. 2, 1925.
- Владимирский А. П. Количественный учет фауны, обитающей на травянистых растениях. Тр. Петергофск. естеств. н. ин-т, т. 3, 1926.
- Воронов А. Г. Конференция по вопросам зоогеографии суши, 15—21 авг. 1960. Вестн. Московск. универс., № 6, 1960.
- Воронцов А. И. Вредители полесаживаемых лесонасаждений Нижнего Поволжья. Тр. ин-та леса АН СССР, т. XXVI. М., 1954.
- Воронцов А. И. Роль вредной энтомофауны в жизни сосновых посадок на песках Юго-Востока. Научн. Тр. МЛТИ, т. IV. М., 1955.

- Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. Изд. «Высшая школа». М., 1960.
- Воронцов А. И. Вспышки массового размножения лесных насекомых на русской равнине за 100 лет в связи с климатом и погодой. *Вопр. эколог.*, т. VII, М., 1962.
- Вредная черепашка. Сборники работ под ред. Д. М. Федотова, т. I, II. Изд. АН СССР, 1947.
- Гейслиц К. Ф. и Кяо Н. Н. Влияние длительности освещения на развитие некоторых наездников (Hymenoptera, Braconidae). *Энтомол. обозр.*, т. XXXIII, 1953.
- Гецова А. Б. и Волкова Г. А. О накоплении и выделении стронция-90 и цезия-137 ручейником *Halesus interpunctatus* Zett. *ДАН СССР*, т. 139, № 2, 1961.
- Гиляров М. С. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок щелкунов (Elateridae). *ДАН СССР*, т. 36, № 8, 1942.
- Гиляров М. С. Основные особенности вредных насекомых, приспособившихся к полевым севооборотам. *ДАН СССР*, т. XLVII, № 3, 1945.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., 1949.
- Гиляров М. С. Вид, популяция и биоценоз. *Зоол. журн.*, т. XXXIII, вып. 4, 1954.
- Гиляров М. С. Биологические активные вещества, выделяемые насекомыми. *Усп. соврем. биол.*, т. XLVI, вып. 2(5), 1958.
- Гиляров М. С. Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни. *Тр. Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова*, вып. 27, 1959.
- Гиляров М. С. Почвенно-зоологические исследования и их задачи. *Вестник АН СССР*, № 6, 1959.
- Головянко З. С. К методике учета зараженности сосен короедами. *Тр. по лесн. опытн. делу Укр.*, т. IV, Киев, 1926.
- Горышин Н. И. Соотношение светового и температурного факторов в фотопериодической реакции насекомых. *Энтомол. обзор*, т. XXXIV, 1955.
- Граевский Э. Я. Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих. *Журн. общ. биол.*, т. VII, № 6, 1946.
- Граевский Э. Я. Стеклообразное состояние протоплазмы в условиях глубокого охлаждения. *Усп. соврем. биол.*, XXV, вып. 2, 1948.
- Григорьева Т. Г. К методике учета почвенной фауны. *Сб. Защ. раст.*, № 17, 1938.
- Григорьева Т. Г. Пути использования агромероприятий в борьбе с проволочниками. 11 эколог. конфер. в г. Киеве, тезисы докл., т. I, Киев, 1950.
- Григорьева Т. Г. О некоторых общих закономерностях формирования агробиоценозов и о принципах защиты растений на целинных землях. *Журн. общ. биол.*, вып. 21, № 6, 1960.
- Гроссгейм Н. А. К биологии люцернового слоника и его паразитов. *Энтомол. вестник*, т. II, № 1, Киев, 1914.
- Данилевский А. С. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых. *Вестн. Ленингр. унив.*, № 21, Биолог., вып. 4, 1957.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Изд. ЛГУ, Л., 1961.
- Данилевский А. С., Горышин Н. И. Соотношение температурных и световых условий в регуляции диапаузы насекомых. *Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ*, № 18, 1960.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Русск. перевод. Изд. АН СССР, М., 1939.
- Дмитриев Г. В. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых. *Агробиология*, № 4, 1951.
- Добровольский Б. В. Распространение вредных насекомых. Очаги и зоны наибольшей вредности, изд. «Высшая школа». М., 1959.
- Добровольский Б. В. Фенология насекомых — вредителей сельского хозяйства. Изд. 2. Изд. «Высшая школа», 1961.
- Добровольский Б. В. Состояние и развитие экологических исследований в сельскохозяйственной энтомологии, *Вопросы экологии*, т. VII по материалам четвертой экологической конференции. М., 1962.
- Догель В. А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. *Русск. зоол. журн.*, т. IV, вып. 1—2, 1924.
- Долматова А. В. О способности к автогенному развитию личинок у *Phlebotomus papatasi* Scop. *Мед. паразитол.*, 15, 1946.
- Драбкина А. В. Значение некоторых членистоногих в распространении кишечных заболеваний. *Мед. паразитол. и паразитарн. болезни*, т. XXIII, № 4, 1954.
- Драховская М. Прогноз в защите растений, перевод под ред. М. П. Умнова, М., 1962.
- Евлахова А. А. и Швецова О. И. Наставление по изучению болезней насекомых и применению микробиологического метода защиты растений. Л., 1953.
- Забиров Ш. М. Условия, регулирующие сезонные циклы развития свекловичной (*Pegomya hyoscyami* Panz.) и капустной (*Hydomyia brassicae* Bouche) мух (Diptera, Anthomyidae). *Энтомол. обзор*, т. XL, 2, 1961.
- Захаров Л. З. О генезисе инстинкта стадности саранчовых. *Учен. записки саратовск. гос. универс.*, т. XVI, вып. 1, 1946.
- Здун В. И. Насекомые — промежуточные (добавочные) хозяева дигенетических трематод. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., ч. I, М.—Л., 1957.
- Зенякин Л. А. К вопросу о связи термической преференции с реакцией газообмена на температуру у *Oreophranta brumata* L. и *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera). *Энтомол. обзор*, т. XVII, № 3—4, 1938.
- Зимин Л. С., Парадоксов Л. Ф. и Механикова В. Г. Эпидемический конъюнктивит в Таджикистане и базарная муха (*Musca sorbens* Wied) как его переносчик, Душанбе, 1947.
- Зиновьева Л. Л. Почвенная энтомофауна крайнего юго-востока Европейской части СССР. *Сб. работ МЛТИ*, вып. 12, 1960.
- Зиновьева Л. А. и Рафес П. М. Влияние характера растительности и почвообразовательного процесса на заселенность

- хрущами почв Нарынского песчаного массива. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 5, 1954.
- Знойко Д. В. Опыты по изучению влияния температуры на лугового мотылька. Тр. по защ. раст. ВИЗР, 1 сер., вып. 8. Л., 1934.
- Золотницкий Н. Ф. Аквариум любителя. М., 1916.
- Зражевский А. И. Разложение лесного опада личинками комарика *Neosciara modesta* Staeg. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев, 1957.
- Зражевский А. И. Роль почвенных беспозвоночных в обмене веществ между почвой и лесной растительностью. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Зубарева С. П. Оценка метода энтомологического кошения, как количественного. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермском Гос. универс., т. VII, вып. 2, 1930.
- Ивановская О. И. Ксеробионты подтробы Aphidina (Homoptera) Советского Союза. Тр. Биол. инст. Сиб. отделения АН СССР, вып. 6, 1960.
- Иоганзен Б. Г. Основы экологии. Томск, 1959.
- Иофф И. Г. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, 1941.
- Калабухов Н. И. Анабиоз у насекомых и позвоночных при температурах ниже нуля. «ДАН СССР», № 7, 1934.
- Калабухов Н. И. Спячка животных. М., 1936.
- Каландадзе Л. П., Батиашвили И. Д., Неберидзе Э. Я., Надирадзе Н. Я. Результаты изучения кукурузного или стеблевого мотылька в Грузии. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. II. Тбилиси, 1957.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., 1952.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М., 1933.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Учпедгиз. М.—Л., 1945.
- Кириченко А. Н. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР. Изд. АН СССР, 1951.
- Киришенблат Я. Д. Классификация некоторых биологически активных веществ, вырабатываемых животными. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 73, вып. 4. Л., 1957.
- Киришенблат Я. Д. Телергоны и их биологическое значение. Усп. совр. биол., т. XLVI, вып. X (6), 1958.
- Кобахидзе Д. Н. Анализ наземных биоценозов центральной части колхидской низменности. Тр. ин-та Зоол. АН Груз. ССР, т. V. Тбилиси, 1943.
- Кобахидзе Д. Н. Адаптивное значение первой пары ног у медведки. ДАН СССР, т. 42, № 7, 1944.
- Кобахидзе Д. Н. Качественно-количественная зависимость между разнообразием и сопутствующими насекомыми в травостоях различных ландшафтных зон Грузии. Тр. Тбилисс. Гос. пед. ин-та им. А. С. Пушкина, т. VIII, 1950.
- Кобахидзе Д. Н. Об аналогии между горизонтальной и вертикальной зональностью в распространении некоторых насекомых-фитофагов. Тр. Ин-та зоол. АН Груз. ССР, т. XI, 1953.
- Кожанчиков И. В. Гигрорегуляторная реакция куколок *Agrotis* и *Ephestia* как реакция на влияние влажности среды. ДАН СССР, № 3 (7), 1934.
- Кожанчиков И. В. Экспериментальные исследования по влиянию температуры на развитие лугового мотылька. Защ. раст., № 7. Л., 1935.
- Кожанчиков И. В. Термостабильное дыхание, как условие холодостойкости насекомых. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 1, 1939.
- Кожанчиков И. В. Влияние экологических факторов при росте и развитии на изменчивость некоторых представителей чешуекрылых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VI, 1940.
- Кожанчиков И. В. Пищевая ценность белков в росте синей мясной мухи. Энтомол. обзор., т. XXVIII, № 3—4, 1945.
- Кожанчиков И. В. Черты адаптации дыхания насекомых к условиям среды. Журн. общ. биол., т. VII, № 1, 1946.
- Кожанчиков И. В. Волнянки (*Orgyidae*). Фауна СССР, Насеком. Чешуекрыл., т. XII. Изд. АН СССР. М.—Л., 1950.
- Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоэда *Lochmaea carpeae* L., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 1, 1946.
- Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых. Энтомол. обзор., т. XXXI, № 3—4, 1951.
- Кожанчиков И. В. Амплитуда температуры, как фактор в развитии непарного и дубового шелкопрядов. Энтомол. обзор., т. XXXII, 1952.
- Кожанчиков И. В. Основные результаты изучения экологии насекомых. Энтомол. обзор., т. XXXVIII, вып. 2, 1959.
- Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых. Изд. «Высшая школа», 1961.
- Козулина О. В. Влияние питания на откладку яиц и методы повышения выживаемости личинок у платяных вшей *Pediculus humanus corporis* De Geer (*Apoplura*, *Pediculidae*) в условиях массового разведения. Энтомол. обзор., т. XXXVII, вып. 3, 1958.
- Конаков Н. П. Методика и техника количественного учета энтомофауны. Вопр. эколог. и биоценол., вып. 4, 1939.
- Космачевский А. С. Влияние влажности почвы на личинок хрущей. ДАН СССР, 40, № 6, 1943.
- Космачевский А. С. Зависимость развития насекомых от воды. IV съезд Всес. Энтомол. общ., тез. докл., 1, 1959.
- Кособудский М. И. К вопросу о методике количественного учета при изучении экологии вредных насекомых, болезней и сорняков. Вопр. эколог. и биоценол., вып. 3, 1936.
- Крышталь О. П. Анализ энтомофауны грунтов долины Днепра. Науков. запис. киевск. державн. универс., 2, № 2, 1936.
- Кузина О. С. Сравнительно-паразитологические и экологические наблюдения над жигалками *Stomoxys calcitrans*, *Haematobia stimulans* и *Lyperosia* Сб. Энтопаразиты, II, 1950.
- Кузнецов В. И. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям. Тр. зоол. ин-та АН СССР, т. XI, 1952.
- Кузнецов Н. Я. Основы физиологии насекомых. Изд. АН СССР. М., т. I, 1948, т. 2, 1953.
- Кузнецова И. А. Об изменениях жировой ткани в связи с

- фотопериодической реакцией и диапаузой насекомых. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3, 1955.
- Кулагин Н. М. О появлении саранчовых в XVIII и XIX столетиях в Европе. Тр. II Всеросс. Энтомо-фитол. съезда. Петербург, 1921.
- Куренцов А. И. Об экологических формах у некоторых короедов и бабочек Уссурийской фауны. «Чтения памяти Н. А. Холодковского 6 апр. 1950». Изд. АН СССР, 1950.
- Ларченко К. И. Цикл развития жирового тела лугового мотылька и озимой совки и его связь с созреванием и плодовитостью. Энтомол. обзор., т. XVII, № 1—2, Л., 1937.
- Ларченко К. И. Роль клеток крови и жирового тела в цикле развития виноградного червеца (*Pseudococcus citri* Risso). Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2—3, М., 1946.
- Ларченко К. И. Развитие и поведение филлоксеры в зависимости от условий питания. Тр. ВИЗРа, 2, Л., 1949.
- Ларченко К. И. Закономерности онтогенеза насекомых. Тр. ин-та Зоол. АН СССР, Л., 1956.
- Лепешкин С. Н., Зимин Л. С. и Спасский А. Ф. Работы саранчовой экспедиции Узостаза. Изд. Ср. Аз. ин-та защ. раст. Ташкент, 1931.
- Ликвентов А. В. Суточные и сезонные изменения температурного предпочтения жуков *Pseudophonus rubescens* Müll. Энтомол. обзор., т. XXX, № 3—4, 1949.
- Ликвентов А. В. Плодовитость, вес яиц и выживаемость потомства непарного шелкопряда. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5, 1955.
- Лозина-Лозинский Л. К. Холодостойкость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоол. журн., т. XVI, вып. 4, 1937.
- Лозина-Лозинский Л. К. Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных. Извест. естеств. научн. ин-та им. Лесгафта, т. XXV, 1952.
- Лозина-Лозинский Л. К. Анабиоз и жизнеспособность насекомых при глубоком охлаждении (около —190°). Вopr. эколог., т. VII, «Высшая школа». М., 1962.
- Любичев А. А. К методике учета экономического эффекта вредителей (Хлебный пилильщик и узловая толстоножка). Тр. по защ. раст., т. I, вып. 2, Л., 1931.
- Любичев А. А. К методике количественного учета и районирования насекомых. Изд. АН Кирг. ССР. Фрунзе, 1958.
- Мамаев Б. М. и Семенова Л. М. Особенности строения кутикулы и кутикулярных образований личинок насекомых-ксилобионтов как приспособления к условиям жизни в древесине. Зоол. журн., т. XL, вып. 3, 1961.
- Мариковский П. И. О межвидовых отношениях муравьев в связи с использованием обыкновенного лесного рыжего муравья (*Formica rufa* L.) для защиты леса от вредных насекомых. Вopr. эколог., т. VII (по материалам IV эколог. конф.). М., 1962.
- Масленникова В. А. Об условиях, определяющих диапаузу паразитических перепончатокрылых *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) и *Pteromalus puparum* L. (Hymenoptera, Chalcididae). Энтомол. обзор., т. XXXVII, вып. 3, 1958.
- Масленникова В. А. Соотношение сезонных циклов у географических популяций *Apanteles glomeratus* L. и его хозяина *Pieris brassicae* L. Энтомол. обзор., т. XXXVIII, вып. 3, 1959.
- Медведев С. И. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6, 1954.
- Медведев С. И. Принципы эколого-фаунистического районирования. III эколог. конф. Тез. докл., т. I. Киев, 1954.
- Медведев С. И. Влияние деятельности человека на формирование энтомофауны на примере Украины, III совещ. Всес. энтом. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Медведев С. И. К вопросу о структуре биоценоза, IV съезд Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1959.
- Мейер Н. Ф. Об иммунитете у некоторых гусениц по отношению к их паразитам-наездникам. Изв. Гос. ин-та опытно-агрон., т. 3, № 5—6, 1925.
- Мейер Н. Ф. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз. М.—Л., 1937.
- Мейер Н. Ф. Трихограмма. Сельхозгиз. Л., 1941.
- Мейер Н. Ф. Биологический метод борьбы с червецом комстока. Сб. тр. ВИЗРа, вып. I. Л., 1948.
- Мельниченко А. Н. Польза защитные полосы и размножение животных полезных и вредных для сельского хозяйства. Изд. Моск. общ. испыт. природы. М., 1949.
- Меркульева А. Проволочники Череповецкого района. Итоги н.-и. работ ВИЗРа за 1936 г., т. I. Л., 1937.
- Миляновский Е. С. Приспособляемость местных видов насекомых к интродуцируемым субтропическим растениям в условиях влажных субтропиков черноморского побережья. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. I, 1955.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera), Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4, 1954.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Роль ультрафиолетовых лучей в зрительных восприятиях насекомых. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Моисеева Т. С. К вопросу об иммунитете у насекомых. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I, 1957.
- Мончадский А. С. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, 1936.
- Мончадский А. С. К познанию личинок комаров. I. Личинка *Cruophila lapponica* Mart. Паразитолог. сб., 7, 1939.
- Мончадский А. С. Внутривидовые отношения у хищных личинок подсемейства Chaoborinae (Diptera, Culicidae), I. Энтомол. обзор., т. XXXVIII, вып. 2, 1959.
- Мордвилко А. К. Кормовые растения тлей СССР. 1932.
- Наумов Н. П. Экология животных, изд. 2. Изд. «Высшая школа». М., 1963.
- Наумов Н. П. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных). Успехи совр. биол., т. XLI, вып. I, 1956.
- Невкрыта А. Н. К вопросу о влиянии плотности почвы на мюскардиоз свекловичного долгоносика. III совещ. Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Невский В. П. Тли Средней Азии. Ташкент, 1929.

- Никольский В. В. Азиатская саранча. Изд. «Новая Деревня». Л., 1925.
- Никольский Г. В. О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 1, 1955.
- Оленов Ю. М. О повышении резистентности насекомых к действию ДДТ. Энтومол. обзор., т. XXXVII, 3, 1958.
- Олсуфьев Н. С. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. Зоол. журн., т. XIX, 1940.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М.—Л., 1923.
- Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней. Вестн. АН СССР, № 10, 1939.
- Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней, т. I, М., 1946, т. II, М., 1948.
- Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым (перевод под ред. Е. Н. Павловского). М., 1953.
- Панов Н. *Celerio livornica* Esp., как предсказатель погоды. Русск. энтомол. обзор., т. XI, № 2, 1911.
- Пантюхов Г. Л. Географическая изменчивость холодостойкости у некоторых насекомых. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 9, 1956.
- Панфилов Д. В. О строении и динамике ареала вида животных. Сб. Вопр. географии. М., 1960.
- Передельский А. А. и Богатырев И. О. Сигнальный метод определения по сборам насекомых мест с повышенной радиоактивностью. IV съезд Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I, М.—Л., 1959.
- Петрищева П. Л. Москиты в жарких пустынях Средней Азии. Журн. общ. биол., т. VII, № 1, 1946.
- Плотников В. И. Горный клоп (*Dolycoris penicillatus* Horv.), как предсказатель глубины снежного покрова в горах. Вест. ирригац., № 2, Ташкент, 1926.
- Попов В. В. Особенности сопряженной эволюции *Macropis*, *Ereoloides* (Hymenoptera, Apoidea) и *Lysimachia* (Primulaceae). Энтомол. обзор., т. XXXVII, вып. 3, 1958.
- Попов К. И. Биологические основы выносливости сельскохозяйственных растений к повреждениям листогрызущими насекомыми. IV съезд Всес. энтомол. общ., тез. докл., т. I, М.—Л., 1959.
- Правдин Ф. Н. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений. Учен. зап. Мос. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. 6, 1957.
- Принц Я. И. Влияние кислотности почвы на распределение в ней личинок хрущей. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г., т. I, Л., 1937.
- Принц Я. И. и Бобинская С. Г. Влияние влажности почвы на передвижение и питание проволочников. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1935 г. Л., 1936.
- Прогноз появления и учет вредителей и болезней сельскохозяйств. Сб. изд. МСХ СССР. М., 1958.
- Пятницкий Г. К. К вопросам экологии и теории массовых размножений лугового мотылька. Л., 1936.
- Пятницкий Г. К. Погодные условия и прогноз развития лугового мотылька. Тр. по защ. раст., т. I, вып. 15, Л., 1936.
- Рафес П. М. О жизненных формах насекомых, обитающих на Нарыньских песках полупустынного Заволжья. Энтомол. обзор., т. XXXVIII, вып. I, 1959.
- Родд А. Е., Гуссаковский В. В. и Антова Ю. К. Вредители богарных культур в средней Азии. Ташкент, 1933.
- Рубцов И. А. О теоретическом обосновании районирования вредных насекомых и прогноза их массового размножения. Интегральные климатические индексы для целей районирования и прогноза массовых размножений вредных насекомых. Защ. раст. сб. № 16. Сельхозгиз, 1933.
- Рубцов И. А. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз, М., 1948.
- Рубцов И. А. Успехи биологического метода борьбы и вопросы реконструкции фауны. Усп. соврем. биол., т. XXX, 1950.
- Рубцов И. А. О возникновении и наследовании приобретенных в онтогенезе пищевых реакций у насекомых. Усп. совр. биол., т. XXXIV, вып. 1, 1952.
- Рубцов И. А. Об условиях массового размножения насекомых. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3, 1953.
- Рубцов И. А. Гонотрофический цикл у растительноядных видов мошек (Diptera, Simuliidae). Энтомол. обзор., т. XXXIX, вып. 3, 1960.
- Рукавишников Б. И. Приобретение насекомыми и клещами устойчивости к ядам. Защ. раст. от вредителей и болезни, № 3, 1958.
- Рулъе К. Ф. Избранные биологические произведения. Изд. АН СССР. М., 1954.
- Самохвалова Г. В. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. Журн. общ. биол., т. XII, № 3, 1951.
- Самохвалова Г. В. Получение направленных наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 5, 1954.
- Сахаров Н. Л. К изучению холодостойкости насекомых. Журн. опыти. агроном. Юго-Востока, № 6, 1928.
- Семенова Л. М. и Родионова А. Н. Особенности кутикулы водных личинок насекомых в связи с условиями жизни. Журн. общ. биол., 22, № 2, 1961.
- Смирнов Е. С. и Келейникова С. И. Изменения жизнеспособности и наследование приобретенных признаков у *Neomyzus circumflexus* Buck (Aphididae). Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1, 1950.
- Смирнов Е. С. и Чувакина З. С. Наследование приобретенных свойств и проблема возникновения вредителей. Вестник МГУ, № 5, 1953.
- Соколов А. Д. и соавторы. Двадцатилетние итоги карантинной экспертизы импортных растительных материалов. Сельхозгиз. М., 1952.
- Соколов А. И. и Соколова Р. А. Роль осмотического давления клеточного сока в устойчивости яблони к зеленой яблонной тле — *Aphis pomi* De G. Докл. ВАСХНИЛ, № 2, 1952.
- Солодовникова О. И. Цикл развития жирового тела и связь

- его с плодовитостью у комаров *Anopheles maculipennis sacharovi*, *A. superpictus* и *A. hirsutus*. Зоол. журн., т. XXIX, 6, 1950.
- Старк В. Н. Влияние почвы на энтомофауну вредителей осины. Заш. раст. от вредит., т. III, 1926.
- Старк В. Н. Руководство к учету повреждений леса, изд. 2, Сельхозгиз. М.—Л., 1932.
- Старк В. Н. Выяснение причин различной энергии проявления реакции насекомых на раздражения. Итоги н.-н. работ ВИЗР за 1939 г. Л., 1940.
- Стебаев И. В. Особенности экологии насекомых в районе контакта степей и пустынь на примере прямокрылых северо-западного Прикаспия. Журн. общ. биол., т. XVIII, № 2, 1957.
- Степанова Л. А. К вопросу о роли пищевого фактора в массовом размножении листогрызущих вредителей крестоцветных овощных культур. Энтومол. обзор., т. XL, вып. 3, 1961.
- Степанцев И. Н., Кособуцкий М. И., Любимцев А. А. Методика энтомо-фитопатологического учета. Изд. СоюзНИИХИ. Ташкент, 1936.
- Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных. Изв. естес. н. ин-та им. Лесгафта, 1934.
- Стрельников И. Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок саранчи (*Locusta migratoria* L.) Тр. зоол. ин-та. АН СССР, 2, 1935.
- Стрельников И. Д. Задачи экологической физиологии насекомых. III совещ. Всес. энтومол. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Стриганова Б. Р. Морфофункциональные особенности личинки *Prionocyphus serricornis* Müll. (Coleoptera, Helodidae) в связи с обитанием в воде. Энтومол. обзор., т. XL, вып. 3, 1961.
- Строгая Г. М. Динамика некоторых биохимических компонентов у вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в годичном цикле. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 3, 1954.
- Строгая Г. М. Особенности баланса жира и воды в индивидуальном развитии бабочек боярышницы и капустной белянки как форма адаптации к окружающей среде. ДАН СССР, 139, № 2, 1961.
- Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. географии, № 16, 1949.
- Сукачев В. Н. О лесной биоценологии и ее основных задачах. Биол. журн., т. XL, вып. 3, 1955.
- Тарнауха М. Т. Влияние пищи и освещения на развитие и плодovitость непарного шелкопряда. II Эколог. конф. по проблеме массов. размнож. живот. и их прогнозы. Тез. докл., 3. Киев, 1951.
- Теленга Н. А. Паразит кровяной тли *Aphelinus mali* и его применение в СССР. Тр. по заш. раст., вып. 16. Л., 1935.
- Теленга Н. А. Основные способы использования энтомофагов для биологического метода борьбы с вредителями и их теоретическое обоснование. Научн. тр. ин-та энтومол. и фитопатол. АН УССР, № 2, Киев, 1950.
- Теленга Н. А. О роли энтомофагов в массовом размножении насекомых. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 1, 1953.
- Тишлер В. Общие проблемы экологии. Журн. общ. биол., т. XXI, № 5, 1960.
- Ушатинская Р. С. Направление некоторых физиологических процессов в теле насекомого в подготовительный к зимовке период. «Известия АН СССР», сер. биол., № 1, 1952.
- Ушатинская Р. С. Биологические основы использования низких температур в борьбе с вредителями зерновых запасов. Изд. АН СССР, 1954.
- Ушатинская Р. С. Некоторые физиологические и биохимические особенности диапаузы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.). Сб. Колорадский жук, II, изд. АН СССР, 1957.
- Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. Изд. АН СССР. М., 1957.
- Ушатинская Р. С. Сезонная периодичность обмена веществ в онтогенезе насекомых и ее происхождение. Тр. ин-та Морфол. им. А. Н. Северцова, вып. 27. М., 1959.
- Ушатинская Р. С. Физиологические особенности развития гусениц китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi* G. M.) при длинном и коротком световом дне. Зоол. журн., т. XI, вып. 7, 1961.
- Ушатинская Р. С. и Козаржевская Э. Ф. Диапауза и зимовка колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) первой генерации в почвах разного типа. Зоол. журн., т. XLI, вып. 8, 1962.
- Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых. Русск. перевод. СПб, 1904.
- Фасулати К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. Изд-во «Высшая школа», М., 1961.
- Федотов Д. М. См. Вредная черепашка.
- Филиппьев И. Н. Фенология и вредители. Извест. Гос. инст. опыти. агрономии, № 6. Л., 1927.
- Филиппьев И. Н. Некоторые закономерности распространения и размножения массовых вредителей. Извест. Гос. ин-та опыти. агрономии. Л., 1929.
- Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтومологии (русс. перевод). М.—Л., 1932.
- Фриш К. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. Изд. ин. лит. М., 1955.
- Хакимова Р. Х. Холодостойкость гусениц озимого червя *Agrotis segetum* Schiff. в условиях Ташкентской области Узбекской ССР. Энтومол. сборн. Изд. Акад. с.-х. наук УзССР. Ташкент, 1960.
- Хелевин Н. В. Об адаптивном изменении порогов развития насекомых у комаров *Aedes*. III совещ. Всес. энт. общ., тез. докл., т. I. М.—Л., 1957.
- Ходукин Н. И. и Лисова А. И. Влияние светового ритма на ожирение *Anopheles maculipennis sacharovi* Fav. Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзССР, т. III Ташкент, 1954.
- Холодковский Н. А. О биологических видах. Изв. АН, сер. 6, т. IV, СПб, 1910.
- Холодковский Н. А. Курс энтومологии. теоретической и прикладной, т. I. Госиздат, 1927.
- Чернова О. А. Материалы по биологии и морфологии *Pleopompus tereticollis*. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 6, вып. 1—2, 1940.
- Чернышев В. Б. Реакция некоторых видов насекомых на различные участки спектра. Зоол. журн., т. XXXVIII, вып. 5, 1959.

- Чесноков П. Г. Устойчивость зерновых культур к насекомым. Изд-во «Советская наука». М., 1956.
- Чугунин Я. В. Сопряженности массового появления гусениц листогрызущего комплекса. Зоол. журн., т. XXX, вып. 1, 1951.
- Шапиро В. А. Факторы, содействующие повышению эффективности паразитов непарного шелкопряда. III совещ. Всес. энто-мол. общ., тез. докл., т. I, М.—Л., 1957.
- Шапошников Г. Х. Становление смены хозяев и диапаузы у тлей в процессе приспособления к годичным циклам их кормовых растений. Энтомол. обозр., т. XXXVIII, 3, 1959.
- Шаров А. Г. О путях и закономерностях видообразования. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3, 1955.
- Шарова И. Х. Морфо-экологические типы личинок жужелиц (Carabidae). Зоол. журн., т. XXXIX, вып. 5, 1960.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. Ин-та биол. Уральск. филнала АН СССР, вып. 21. Свердловск, 1960.
- Шилова А. И. Динамика численности и биомассы *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Вопр. экол., V, изд-во «Высшая школа». М., 1962.
- Шорохов П. И. и Шорохов С. И. Вредители запасов зерна и зернопродуктов. М., 1938.
- Шмидт П. Ю. Анабиоз. Явление оживания. М., 1923.
- Штакельберг А. А. Основные итоги работ по систематике насекомых в СССР (1917—1957). Энтомол. обозр., т. XXXVI, вып. 4, 1957.
- Штейнберг Д. М. Основные черты распределения дендрофильных насекомых в пойме р. Урала в связи с возможностью заселения ими лесных защитных полос. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XI. М.—Л., 1952.
- Штейнхауз Э. Микробиология насекомых (русс. перевод). М., 1950.
- Штейнхауз Э. Патология насекомых (русс. перевод). М., 1952.
- Шумаков Е. М. Причины стадности у саранчовых. Докл. Всес. Акад. с.-х. наук им. Ленина, 21. М., 1940.
- Шумаков Е. М., Виноградова Н. М., Яхимович Л. А. Динамика накопления и траты жировых резервов у вредной черепашки. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. I, 1954.
- Шуровенков Б. Г. Влияние повреждений листьев яблони гусеницами яблоневой моли на биологию и плодоношение яблони. Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзССР, т. I. Энтомол. сб. Ташкент, 1953.
- Щеголев В. Н. Направленная переделка условий существования как способ защиты растений от вредных насекомых. «Чтения памяти Н. А. Холодковского», т. VI. Л., 1954.
- Щеголев В. Н. Сельскохозяйственная энтомология. Сельхозгиз. М.—Л., 1960.
- Щербиновский Н. С. Пустынная саранча шистоцерка. Сельхозгиз, М., 1952.
- Эглитис В. К. Проблемы почвенной зоологии в условиях Латвийской СССР. Зоол. журн., т. XXXIII, I, 1954.
- Эдельман Н. М. Влияние кормового режима на развитие непарного шелкопряда (*Lymanthria dispar* L.) и тополевых листо-едов (*Melasoma populi* L. и *M. tremulae* L.) Энтомол. обозр., т. XXXIII, 1953.
- Эдельман Н. М. Биология непарного шелкопряда в условиях Кубинского района Азербайджанской ССР. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 4, 1956.
- Эдельман Н. М. Пути использования кормовой специализации непарного шелкопряда в целях обоснования профилактических мероприятий. Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 3, 1957.
- Эдельман Н. М. Оценка влияния отдельных компонентов корма на развитие насекомых фитофагов при воспитании их на искусственных средах. Зоол. журн., т. XLI, вып. 7, 1962.
- Эмме А. М. Некоторые вопросы теории диапаузы насекомых. Усп. совр. биол., т. XXXV, вып. 3, 1953.
- Языков А. А. (Захваткин). Паразиты кубышек вредных саранчовых Средней Азии. Изд. САИЗР. Ташкент, 1931.
- Яхонтов В. В. Биология *Ernestia consobrina* Mgn. и заметки по ее экономическому значению в условиях Северо-Западной России. Защ. раст. от вред., т. IV, № 4—5, Л., 1927.
- Яхонтов В. В. К биологии, экологии и хозяйственному значению хлопковых тлей. Хлопковое дело, № 10—11. Ташкент, 1930.
- Яхонтов В. В. Методы определения процента зараженности хлопчатника вредителями при рядовом посеве. Ташкент, 1931.
- Яхонтов В. В. Листовой люцерновый слоник. САОГИЗ. Ташкент, 1934.
- Яхонтов В. В. К биологии кокцидид *Brumus octosignatus* Gebel и *Semiadalia undecimnotata* Schneid. и опыты по использованию их в борьбе с вредителями хлопчатника и люцерны. Тр. ин-та бот. и зоол. АН УзССР, вып. 3, Ташкент, 1950.
- Яхонтов В. В. Вредители сельскохозяйственных растений и продуктов Средней Азии и борьба с ними. Ташкент, 1953.
- Яхонтов В. В. Фауна хлопчатника и ее хозяйственное значение. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5, 1955.
- Яхонтов В. В. Анализ морфологических особенностей популяций тлей, как метод краткосрочных прогнозов их численности. Журн. общ. биол., т. XVII, № 5, 1956.
- Яхонтов В. В. О значении осмотического давления клеточного сока в иммунитете растений к насекомым. Сб. Иммуитет растений к болезням и вредит. Сельхозгиз. М., 1956.
- Яхонтов В. В. Биологические методы борьбы с вредными насекомыми, клещами и сорными растениями. Усп. совр. биол., т. XLIII, вып. 3, 1957.
- Яхонтов В. В. Теоретические основания для развития нового направления в биологическом методе борьбы с вредными насекомыми. Материалы I междунар. конф. по патол. насекомых и биол. методу борьбы с вредит. Прага, 1958.
- Яхонтов В. В., Давлетшина А. Г., Васенкова В. М. и Коршин П. Н. Типичные и массовые насекомые Голодной степи. Сб. Животный мир Голодной степи. Изд. АН УзССР. Ташкент, 1962.
- Ahmat J. The influence of ecological factors on the Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* and its parasite *Nemeritis canescens*. J. of animal ecol., 5, 1936.
- Albrecht F. O. Facteurs internes et fluctuations des effects ches

- Nomodacris septemfasciata (Serv.). Bull. France et Belg., 93, No 4, 1959.
- Allee W. C. Cooperation among animals. New York, 1951.
- Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P. Principles of animal ecology. Philadelphia—London, 1950.
- Andrewartha H. G. Introduction to the study of animal populations. London, 1961.
- Andrewartha H. G. and Birch L. C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954.
- Ashby W. R. Principles of the self-organizing system. Princ. Self—Organiz. Oxford—London—New York—Paris. Pergamon Press, 1962.
- Auxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts. Proc. Royal Soc., 96, London, 1927.
- Babcock S. M. Metabolic water: its production and role in vital phenomena. Wisc. Univ., Agr. Exp. Sta., Res. Bull., 22, 1912.
- Bachmetiew P. I. Der kritische Punkt und die normale Ersarrungstemperatur der Insekten. Soc. Entomol., XIV, 1, 1899.
- Bachmetiew P. I. Experimentelle entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse der Insekten. Leipzig, 1901; 2. Einfluss der äusseren Factoren auf Insekten. Sophia, 1907.
- Baer W. Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Berlin, 1921.
- Ball E. D. Adaptations to arid conditions in Cercopidae and Membracidae. Ann. Entom. Soc. of America, 8, 1915.
- Barlett M. S. Some stochastic models in ecology and epidemiology. Stanford, 1960.
- Beleradek J. Temperature and living matter. Protoplasma Monograph, VIII, Berlin, 1935.
- Bey-Bienko G. Y. The Principle of change of stations and the problem of initial divergence of species. XV Intern. Congr. of Zool., Sect. 2. London, 1960.
- Blunk M. Die Entwicklung von Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose. Zeitschr. f. Wissen. Zool., 121, 1923.
- Bodenheimer F. Ueber die Voraussage der Generationzahl von Insekten, III. Zeitschr. f. angew. Entomol., XII, 1926.
- Bodenheimer F. S. Animal Ecology today. Monogr. Biolog., VI. Hague, 1958.
- Bodenheimer F. und Klein M. Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Erntmeise Messor semirufus Andr. von Temperatur und anderen Faktoren. Zeitschr. Vergl. Physiol., 1930.
- Bodenheimer F. and Schenkin D. Ueber die Vorzugstemperatur einiger Insekten. Zeitschr. Vergl. Physiol., 8, 1928.
- Bodin J. H. Water content and metabolism of certain Orthoptera. Jl. exper. Zool., 32, 1921.
- Boese G. Die Einfluss tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Zeitschr. Parasitenkunde, VIII, 1936.
- Bremer H. Grundsätzliches ueber den Massenwechsel von Insekten. Zeitschr. f. angew. Entomol., XIV, 1928.
- Bremer H. W. Past, present and future in insecticide-resistance of Mosquitoes. Mosquito News, 20, No 2, 1960.
- Brower B. P., Brower J. V. Z., Westcott P. W. Experimental studies of mimicry. 5. The reaction of toads (Bufo terrestris) to bumblebees (Bombus americanorum) and their robberfly mimics (Mallophora bomboides), with a discussion of aggressive mimicry. Amer. Naturalist, 94, No 878, 1960.
- Brues C. T. The specificity of food—plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Naturalist, 58, 1924.
- Buckle Ph. On the ecology of soil insects on agricultural land. J. of Ecol. XI, 1, 1923.
- Burnett T. The effect of temperature on an insect host—parasite population. Ecology, 30, 2, 1949.
- Burnett T. Interactions in insect populations. Amer. Naturalist, 99, 1960.
- Cameron A. Some experiments on the breeding of the mangoldfly (Pegomya hyosciami Panz.) and the dock fly (P. bicolor Wied.). Bull. of Entom. Res., 7, 1916.
- Campbell R. E. Temperature and moisture preferences of wireworms. Ecology, 18, 1937.
- Chapman R. N. Animal ecology with special reference to insects. Minneapolis, 1925.
- Chapman R. N. The quantitative analysis of environmental factors. Ecology, 9, 1928.
- Chapman R. N. The trend of insect population from the viewpoint of biotic potential and environment resistance, 1930.
- Clark G. L. Elements of Ecology. New York—London, 1954.
- Clausen C. P. The biological control of insect pests in the continental United States. Proceed. of the X Internat. Congr. of Entomol., 4, 1958.
- Collins W. C. Dispersion of the gypsy moth larvae by the wind. U. S. Dep. of Agric. Sur. Ent. Bull. 273. Washington, D. C., 1915.
- Cook W. C. Some effects of the temperature on the growth and metabolism of cutworm larvae. J. of Econom. Entomol., 20, 1927.
- Cook W. C. A bioclimatic zonation for studying the distribution of injurious insects. Ecology, 10, 1929.
- Craighead F. C. The host selection principle as advanced by Walsh. Canad. Entomologist, 35, 1927.
- Dahl Fr. Grundlagen einer oekologischen Tiergeographie. 1923.
- Darwin Ch. Origin of species by means of natural selection. London, 1859.
- Davenport C. B. The animal ecology of the cold spring. Publ. of the Univ. of Chicago, X, 1903.
- Davidson J. Factors which influence the appearance of the sexes in plant lice. Science, 59, 1924.
- Davies W. M. The effects of variation in relative humidity on certain species of Collembola. J. of Exper. Biol., 6, 1928.
- DeBach P. Ecological adaptation of parasites and competition between parasite species in relation to establishment and success. XI. Internat. Congr. f. Entomol., Verhandlung II, Wien, 1962.
- Deegener F. Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreich. Berlin, 1918.
- Dickson R. C. Factors governing the induction of diapause in the oriental fruit moth. An. Entom. Soc. of Amer., 42, 1949.
- Dies L. R. Natural communities. Univers. Michigan Press, 1952.
- Dreyer W. A. The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of Formica ulkei Emery. Physiol. Zool. V, 1932.



- Eidmann H. Die Populationsbewegung der Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 315/316, 1937.
- Elton Ch. Competition and the structure of ecological communities. J. of Animal. Ecol., 1946.
- Elton Ch. Animal ecology. London, 1960.
- Fabre J. H. Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes. Paris, 1879.
- Fidler J. M. An investigation into the relation between chafer larvae and physical factors of their soil habitat. Jl. of Anim. Ecol., V, No 2, 1936.
- Flanders S. E. Abortive development in parasitic Hymenoptera induced by the food — plant of the insect host. J. of Econom. Entomol., 35, 6, 1942.
- Fletcher B. Migration as a factor in pest outbreaks. Bull. of ent. Res., 14, 1925.
- Fraenkel G. and Merford G. V. B. The respiration of insect through the skin. J. Exper. Biol., 15, 2, 1938.
- Franz H. Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften, Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien. Bericht über das 93. Vereinsjahr 1952—1953.
- French R. A. Migration records. Entomologist, 90, 1957.
- Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd I und II. Berlin, 1930.
- Gardner T. R. Biological control of insect and plant pests in the Trust territory and Guam. Proceed. of the X Internat. Congr. of Entomol., 4, 1958.
- Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.
- Ghilarov M. S. Einige Probleme der zeitgenössischen Bioökologie und ihre Lösung bei agrarentomologischen Studien. Beitr. zur Entomol., XI, 3/4, Berlin, 1961.
- Graham S. A. Effect of physical factors in the ecology of certain insects in logs. 19th Rep. of State Entomol. of Minnes., 1922.
- Gressitt J. L. Our knowledge of the insects of Pacific islands. Proceed. of the X Internation. Congr. of Entomol., 1, Ottawa, 1958.
- Häckel E. Entwicklungsgang und Aufgaben der Zoologie. Jenaische Zeitschr., V, 1869.
- Handschin E. Sukzessionen und Adventivformen in Tierreich. Basel, 1920.
- Harnish O. Studien zur Oecologie und Tiergeographie der Moore. Jahrb. 51. Abth. f. Syst. 1925.
- Harnish O. Sekundäre Oxybiose und Endoxybiose. Arch. Hydrobiol., 48, 1953.
- Hase A. Arbeit. Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, XI, Berlin — Dahlem, 1928.
- Hawiland D. M. Bionomics of certain parasitic Hymenoptera. Proc. Cambridge Philos. Soc., 21, 1921.
- Headly T. J. Some facts relative to the influence of the atmospheric humidity on insect metabolism. J. of Econom. Entomol., 1927.
- Headly T. J. Climate and insect investigations. Rep. New Jersey Agric. Exp. Sta., 1929.
- Hesse R., Allee W. C. and Schmidt K. P. Ecological animal geography. New York, 1950.
- Holling C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Canad. Entomologist, XCI, No 7, 1959.
- Hora S. L. Lunar periodicity in the reproduction of insects. J. Pr. Asiatic Soc. Bengal. 2 (n. ser.), 23, 1927.
- Howe R. W. A theoretical evaluation of the potential range and importance of *Trogoderma granarium* Ev. in North America. Proceed. of the X Intern. Congr. of Entomol., 4, Ottawa, 1958.
- Hubert W. Ueber Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Zeitschr. f. Morphol. und Oekol. Tiere, 50, 5, 1962.
- Hurd W. E. Influence of the wind on the movement of insects. Monthly Weather Rev., 38, 1920.
- Janisch E. Die Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin, 1927.
- Janisch E. The influence of temperature on the life history of insects. Trans. Roy. Entomol. Soc. of London, 80, 1932.
- Janisch E. Ueber die Bewertung der Mortalitätsfactoren bei Massenwechsel von Schädlinsekten. Zeitschr. f. angew. Entomol., XXVIII, H. 2/3, 1941.
- Kaczmarek W. On the role of euryecious species in biocenotical regulation phenomena. Bull. Acad. Polsk. Sci., Ser. Biol., 9, № 1, 1961.
- Keiding J. Development of resistance in the field and studies of inheritance. Pros. IX Internat. Congr. of Entomol., 2, 1953.
- Kelner-Pillault S. Sur le pH des terreaux d'arbres creux (châtaigniers et saules) et son influence sur la faune. C. r. Acad. Sci., 250, 11, 1960.
- Kettlewell H. B. D. Evolution and the Environment. New Scientist, 4, 1958.
- Kettlewell H. B. D. The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. Ann. Rev. of Entomol., 6, Paolo Alto, Calif., 1961.
- Kisimoto R. Studies on the diapause in the planthoppers and leafhoppers. III. Sensitivity of various larval stages to photoperiod and the forms of ensuing adults in the green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps* Uhler. Jap. J. appl. entomol. and zool., 3, 1959.
- Kozhantshikov I. W. Ueber die Beziehung des Entwicklungsgeschwindigkeit zum vitalen Optimum bei Insekten. Zeitschr. f. angew. Entom., XXII, 1936.
- Krogh A. On the rate of development and carbon dioxide production of chrysalis of *Tenebrio molitor* at different temperatures. Zeitschr. Allg. Physiol., 16, 1914.
- Laubmann M. Einfluss der Larvenernährung auf Vermehrungsrate und Lebensdauer von *Tribolium destructor* Uytt. Anzeig. f. Schädlingskunde, 34, No 8, 1961.
- Lees A. D. On the behavior of wireworms of the genus *Agriotes*. J. of Exp. Biol., 20, 1, 1943.
- Lees A. D. The physiology and biochemistry of diapause. Ann. Rev. of Entom. I. Standford, Calif, 1956.
- Libke H. and Fraenkel G. Insect Nutrition., Ann. Rev. of Entom., I. Standford, Calif., 1956.
- Lotka A. J. Contribution to quantitative parasitology. J. Wash. Acad. Sci., 13, 1923.
- Lotka A. J. The growth of mixed populations. Two species compe-

- ting for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci., 22, 1932.
- Lotka A. J. Contribution of the mathematical theory of capture, I. Conditions for capture. Proc. Natl. Acad. Sci., 18, 1932.
- Ludwig D. and Cable R. The effect of alternating temperatures on the pupal development of *Drosophila melanogaster*. Physiol. zool., 6, 1934.
- Luyet B. L. and Gehenis P. M. Life and death at low temperature. 1940.
- Macfayen A. Animal Ecology. Aims and methods. London, 1957.
- Mac Mullen L. H. and Atkins M. D. Intraspecific competition as a factor in the natural control of the Douglas fir beetle. Forest Sci., VII, 1961.
- Mail G. A. Winter soil temperatures and their relation to subterranean insects survival. J. of Agr. Res., 41, No 8, 1930.
- Markovitch L. The migration of the Aphididae and appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. J. of Agr. Res., 26, 1924.
- Mellanby K. The evaporation of water from insects. Biol. Rev., 10, 1935.
- Metcalf R. L. Physiological basis for insect resistance to insecticides. Physiol. Rev., 35, No 1, 1955.
- Meyer N. F. Biologie von *Angitia fenestralis* Holm. und einige Worte über Immunität der Insekten. Zeitschr. f. angew. Entomol., Ad. XII, 1926.
- Miller C. A. The interaction of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) and the parasite *Apanteles fumiferanae* Vier. Canad. Entomologist, 91, 1959.
- Miller C. A. The interaction of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) and the parasite *Glypta fumiferanae* (Vier.). Canad. Entomologist, 92, 1960.
- Morris R. F. The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. Canad. Entomologist, LXXXIX, No 2, 1957.
- Morris R. F. Single-factor analysis in population dynamics. Ecology, 40, no 4, 1959.
- Mundie J. H. The diurnal activity of the larger invertebrates at the surface of Lac la Ronge, Saskatchewan. Canad. J. of Zool., 37, no 6, 1959.
- Myburgh A. C. Is the codling moth becoming resistant to DDT? Farm. S. Africa, 34, No 6, 1958.
- Necheles M. Die Warmeregulierung bei wechselwarmen Tieren. Pflüg. Arch. Ges. Phys., 204, 1924.
- Nicholson A. J. The balance of animal populations. J. of animal Ecology, 2, 1933.
- Nicholson A. J. Dynamics of insect populations. Ann. Rev. of Entomol., 3, Paolo Alto, Calif., 1958.
- Nicholson A. J. and Bailey V. A. The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. of London. London, 1935.
- Oatman E. R. Intraspecific competition studies of melon leaf miner, *Liriomyza pictella* (Thoms.) (Diptera, Agromizidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 53, No 1, 1960.
- Odum H. F. and Allee W. C. A. Note on the stable point of populations showing both interspecific cooperation and disoperation. Ecology, 35, 1954.
- Oldiges H. Der Einfluss der Temperatur auf Stoffwechsel und Eiproduktion von Lepidoptera. Zeitschr. f. angew. Entomol., 44, H. 2, 1959.
- Parcer J. Some effects of the temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* Sauss. and *Camnula pellucida* Scad. Montana Agr. Exp. Sta. Sci. Bull. 223, 1930.
- Payne N. M. The differential effect of environmental factors upon *Microbracron hebetor* and its host *Ephesia kühniella*. Ecol. Monogr., 4, 1924.
- Payne N. M. Freezing and survival of insects at low temperatures. Quart. Rev. of Biol., 1, 2, 1926.
- Perkins R. C. L. and Swezy O. The introduction into Hawaii of insects that attack Lantana. Bull. Exp. St. of Haw. Sugar Planters Assoc. Ent. Ser. Bull. 16, 1926.
- Piers W. D. Animal Ecology. 1926.
- Prochnow O. Die Färbung der Insekten (nach Beobachtungen und Versuchsergebnissen). In Schröder, Handb. Ent., II, 1926.
- Richards A. G. and Brooks M. A. Internal Symbiosis in Insects. Ann. Rev. of Entom., 3, Paolo Alto, Calif., 1958.
- Robinson W. Water—binding capacity of colloids a definite factor in winter hardiness of insects. J. of Econ. Entomol., 20, 1927.
- Robinson W. Determination of the natural undercooling and a freezing point in insects. J. of Agr. Res., 37, 1928.
- Robinson G. C. and Richards O. W. The variation of animals in nature. London—New York, 1936.
- Roussel J. S. and Clower D. Resistance to the chlorinated hydrocarbon insecticides in the boll weevil (*Anthonomus grandis* Boh.). Louisiana Exp. Sta. Circ. 41, 1955.
- Rubtsov I. Fertility and climatic adaptation in Siberian grasshoppers. Bull. of Ent. Res., 25, 1934.
- Sacharov N. Studies on the cold—resistance in insects. Ecology, 11, 1930.
- Sanderson E. D. and Pears M. L. The relation of temperature to insect life. New Hampsh. Coll. Agr. Exp. St., 1917.
- Schmidt K. P. Evolution, succession and dispersal. Amer. Midl. Nat., 35, 3, 1945.
- Schubert W. Biologische Untersuchungen über die Rübenblattwanze, *Piesma quadrata* Fieb., im Schlesienschen Befallgebiet. Zeitschr. f. angew. Ent., XIII, 1928.
- Schulz F. Biologie des Mehlwurms. Der Wasserhaushalt. Biochem. Zeitschr., 1—3, 1930.
- Schwenke W. Zur Grundlegung der vergleichenden Untersuchungsmethode in der Gradologie der Insekten. Beitr. Entom., 5, Berlin, 1955.
- Schwenke W. Ueber Biocönosotypen, Populationstypen und Gradocöntypen. Ein Beitrag zur biocönologischen Fundierung der Massenwechsel—Erforschung der Insekten. Ber. Hundertharfeier Dtsch. ent. Ges. Berlin, 1957.
- Schwenke W. Ueber die Standortabhängigkeit des Massenwechsels der Lärchenminiermotte, *Coleophora laricella* Hb., und der Ahorneule, *Acronicta aceris* L. Beiträge z. Entomol., 8, Nr 3/4. Berlin, 1958.
- Schwerdtfeger F. Betrachtungen zur Entomologie der Kiefernspanners. Zeitschr. f. angew. Entomol., XIX, 1932.

- Schwerdtfeger F. Ueber die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Zeitschr. f. angew. Entomol., XXVIII, H. 2/3, 1941.
- Shelford V. Animal communities in temperate America. Geogr. Soc. Chicago, Bull. 5, 1913.
- Shelford V. The reaction of certain animals to gradient of evaporating power of the air. Biol. Bull., 25, 1913.
- Shelford V. Laboratory and field ecology. Baltimore, 1929.
- Smith H. S. The role of biotic factors in the determination of population density. J. of econom. Entomol., 28, 1935.
- Smith V. G. Animal communities in deciduous forest succession. Ecology, IX, 4, 1928.
- Solomon M. E. Dynamics of insect populations. Ann. Rev. of Entomol., 2, Paolo Alto, Calif., 1957.
- Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd 4—6. Berlin, 1925—1937.
- Southwood T. R. E. The evolution of the insect—host tree relationship. A new approach. XI Internat. Kongr. F. Entomol., I, Wien, 1960.
- Stellwaag F. Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. zur angew. Entomol., 6. Berlin, 1921.
- Stellwaag F. Die Massenbewegung der Traubenwickler im Verhältniss zur Witterung. Anzeig. f. Schädlingssk., 1, 1925.
- Sternburg J. and Kearns C. W. Degradation of DDT by resistant and subseptible strains of house flies. Ann. Ent. Soc. Amer., 43, 3, 1950.
- Tadic M. D. Relative humidity of the air as a regulator of the fall webworm population. XI Internat. Kongr. f. Entomok. Verhandl. I. Wien, 1960.
- Thienemann A. Biologische Forschungsreisen und das System der Biologie. Zoll. Anzeig., 73, 1927.
- Thompson W. R. Theorie de l'action des parasites, entomophages, acroissement de la proportion d'hotes parasites dans la parasitisme cyclic. Compt. red. Ac. Sci., 175, Paris, 1922.
- Thompson W. R. La theorie mathematique des parasites entomophages et le facteur du hazard. Ann. Facult. Sci., I Ser. Marseille, 1924.
- Udwarý M. F. D. Notes on ecological concepts habitat. Biome and Niche. Ecology, 40, 4, 1959.
- Utida S. Experimental studies on the interaction between the bean weevils and their parasitic wasps. XI Internat. Kongr. f. Entomol., Verhandl. I. Wien, 1960.
- Uvarov B. P. Insects and Climate. Trans. of Entom. Soc. of London, 79, 1931.
- Uvarov B. P. Bioclimatograph an improved method for analyzing bioclimatic relations of insect. Ecology, XIII, 3, 1932.
- Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero individui in specie animali conviventi. R. Comit. Thalassorg. Italiano, Mem. 131, 1927.
- Volterra V. Principes de biologie mathematique. Acta Biotheor., 3, 1937.
- Volterra V. Population growth, equilibria and extinction under specified breeding conditions: a development and extension of the theory of the logistic curve. Hum. Biol., 10, 1938.
- Voute A. Die Entwicklung der Mehlmotte, *Ephestia kuehniella* Zell. bei konstanten und schwankenden Temperaturen. Zeitschr. f. angew. Entom., XXII, 1936.
- Wain R. L. The secretion of salicylaldehyde by the larvae of the bressy willow beetle (*Phyllodecta vitellinae* L.). Ann. Rep. of Agr. Hort. Res. Sta., Long Ashton, 1943.
- Watt K. E. F. A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked. Canad. Entomol., XCI, 3, 1959.
- Watt K. E. F. Mathematical models for use in insect pest control. Canad. Entomol., Suppl. 19. Ottawa, 1961.
- Watt K. E. F. Use of mathematics in population Ecology. Ann. Rev. of Entom., 7. Paolo Alto, Calif., 1962.
- Weiser J. Protozoan diseases in insect control. Proceed. of the X Intern. Congr. of Entomol., 4, Ottawa, 1958.
- Wellington W. G. Effects of radiation on the temperatures of insect's habitats. Scientif. Agricult., XXX, No 5, 1950.
- Wellington W. G. Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. Canad. J. of Zool., 38, no 2, 1960.
- Wigglesworth V. B. Respiration through the cuticle of insects. J. of Exper. Biol., 21, 3—4, 1945.
- Williams C. B. Insect migration. Ann. Rev. of Entomol., 2. Paolo Alto, 1957.
- Williams C. The range and pattern of insect abundans. Amer. Natural., 94, 1960.
- Williams E. J. The growth and age—distribution of a population of insects under uniform conditions. Biometrics, 17, no 3, 1961.
- Wolcott G. N. The evanescens of perfect biological control. Proc. of the X Intern. Congr. of Entom., 4, Ottawa, 1958.
- Woodbury A. M. Principles of general ecology. New York—Toronto, 1954.
- Yakhontov V. V. Zur Feststellung des Artenbestandes und der Rolle der Insektenbestäuber der Baumwollstaude in Mittelasien. Zeitschr. f. angew. Entom., XXIII, 4, 1937.
- Zweigelt F. Gallenbildung und Spezialisierung. Verh. Deutsch. Gesellsch. f. angew. Entomol., München, 1928.
- Zweigelt F. Anpassung und Spezialisierung, Rassenbildung und Immunität. Das Weinland, 10, 1930.
- Zwölfer W. Studien zur Oekologie und Epidemiologie der Insekten. I. Die Kieferneule, *Pannolis flammea* Schiff. Zeitschr. f. angew. Entom., XVII, 1931.
- Zwölfer W. Studien zur Oekologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne *Lymantria monacha* L. Zeitschr. f. angew. Entomol., XX, 1934.

# УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ И ЛАТИЙСКИХ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ

## А

Апантелес 269  
Атбасарка 358  
Афелинус 56

## Б

Бабочка американская белая 365  
Бабочки 78, 79, 107, 116, 155, 179, 185, 193—195, 203, 205, 206, 212, 219, 221, 230, 234, 236, 252, 297, 302, 311, 312, 335, 370, 371, 377, 378.  
Бахчевая коровка 83  
Белокрылки 268  
Белянка капустная 83, 187, 188, 208, 210, 215, 234, 269, 304, 320.  
— репная 87, 208, 210, 300, 320  
Белянки 265  
Бластофага 252, 253  
Блоха кошачья 368  
— крысиная 167  
— собачья 368  
— человеческая 368  
Блохи 15, 63, 103, 164, 202, 221, 261—263, 276, 286, 296, 305, 308  
Блошка хлебная полосатая 359  
Блошки стеблевые 358  
Богомолы 184, 222, 272, 289, 294, 295, 302, 335  
Божья коровка пятиточечная 132

Божья коровка семиточечная 25, 26, 132.  
Божьи коровки 46, 123, 126, 131, 135, 137, 212, 359, 389  
Бомбиллиды 66  
Боярышница 82, 84, 236, 304  
Бражник алект 32  
— глазчатый 291, 294  
— липовый 183  
— мертвая голова 183  
— сосновый 114  
Бражники 75, 167, 179, 195, 222, 233, 254, 301, 302, 312, 333  
Браконида 184  
Бронзовики 71, 79, 254, 312, 322, 329

## В

Веерокрылые 101, 261, 267  
Вертунья листовая 236  
— почковая 236  
— сосновая почковая 391  
Вертячка сумеречная 343  
Веснянки 63, 340, 341, 343, 346, 350, 353  
Вислокрылки 340, 341, 346  
Власоед козий 368  
— конский 368  
— коровий 368  
— овечий 368  
— собачий 368  
Власоеды 101, 276  
Водолюбы 340, 341, 346, 348, 354  
Водяные скорпионы 340

Волнянка ивовая 162, 300.  
— хвойная 281  
Вошь головная 103, 368, 374  
— лошадиная 368  
— платяная 103, 140, 368, 374  
— пчелиная 286  
— свиная 368  
Вредная черепашка 43, 83, 98, 155, 160, 203, 215, 227, 236, 267, 358  
Вши 101, 200, 221, 254, 261—263, 276, 286, 308, 368, 369

## Г

Галлица таусагызная 255  
Галлицы 72, 300, 344  
Голубянки 257

## Д

Двукрылые 72, 221, 222, 261, 262, 271, 274, 311, 312, 337, 340, 343, 346, 347, 349, 353, 376  
Двухвостки 154, 321, 330  
Долгоножки 320, 321, 324, 330  
Долгоносик амбарный 59, 103, 146, 154, 156, 167, 255, 365, 368, 374  
— мексиканский коробочный 106, 167, 307, 366, 375  
— клубеньковый люцерновый 54, 361  
— люцерновый 20  
— одуванчиковый 93  
— рапсовый 131  
— рисовый 59, 156, 255  
— сафлорный 292  
— свекловичный 203, 227, 241, 316, 362, 372  
— сливовый 194  
— фитонмус 66, 305  
Долгоносики 71, 98, 107, 255, 300, 311, 324, 332—334, 341—343, 359  
Древоточец пахучий 149, 231  
Дровосеки 73

## Ж

Жигалка осенняя 218, 367, 368  
Жужелица крас отел 272  
— хлебная 362  
Жужелицы 53, 58, 71, 72, 76, 79, 120, 210, 219, 222, 272, 273, 275, 289, 298, 299, 302, 311, 319, 320, 323, 325, 330, 333, 339, 358  
Жук болотный 362  
— геркулес 281  
— колорадский картофельный 105, 106, 158, 186, 187, 194, 331, 365, 383  
— кофейный 366  
— носорог 194, 325  
— индийский 366  
— слон 281  
— хлебный 338  
— японский 180, 265, 328, 366, 371  
Жуки 239, 253, 309, 338, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 360, 366, 367  
— вертячки 34, 341, 346, 350—352; жуки водяные 265, 345, 350  
— карапузики 59, 72, 322, 359  
— кравчики 37, 63, 71, 121, 208, 219, 322, 358, 372  
— навозные 281  
— плавунцы 74, 75, 140, 184, 203, 340, 341, 343, 348, 349  
— плавунчики 340, 348  
— пластинчатосые 75, 311, 321, 323, 324, 333, 338  
— скакуны 60, 159, 219, 272, 273, 289, 302, 316  
— трубкаверты 237  
— трясинники 342, 346, 352  
— хищники 311, 325  
— хлебные 362  
Заболонники 73, 240, 255  
Зерновка гороховая 149, 227, 255, 374  
Зерновка китайская 395, 396  
— фасолева 163, 167, 200, 255  
Зерновки 255

Златка кунжутная 72, 227  
 — сосновая синяя 180  
 Златки 59, 71, 73, 143, 166,  
 184, 230, 231, 236  
 Златоглазки 272, 300, 374  
 Златогузка 51, 144, 162, 180,  
 205, 241, 270, 275, 277,  
 297

## И

Ихнеумониды 312

## К

Кантаридиды 298  
 Карадринна 27, 84, 200, 208,  
 234, 235, 362  
 Карадринна 27, 84, 200, 234,  
 235, 362  
 Карапузики 217  
 Клоч Арлекин 193  
 — водяной 75, 289  
 — горный 16, 42, 79, 83, 84,  
 160, 161  
 — грушевый 99  
 — люцерновый 54, 151, 236,  
 241, 359  
 — остроголовый 359  
 — постельный 202, 221, 262,  
 286, 296  
 — свекловичный 240  
 — солдатик 116  
 — ягодный 79  
 Клочы 71, 75, 210, 219, 221,  
 230, 297, 298, 308, 309,  
 312, 340, 346—349, 360,  
 376  
 — водомерки 341, 344, 350  
 — — палочковидные 343  
 — водяные 345, 350  
 — водяные скорпионы 340,  
 351  
 — гладыши 340, 341, 350  
 — гребляки 340, 341, 342  
 Кобылка марокканская 84, 256,  
 316, 358, 364, 387  
 — серая 47  
 Кожееды 37, 59, 202, 282  
 Козьявка мавританская 365  
 Коконопряд 280  
 Кокциды 85, 101, 158, 164, 194,  
 206, 212, 232, 254, 272,  
 274, 277, 283, 299, 309,  
 366

Кокцинеллиды 42, 83, 203,  
 244, 272, 273, 274, 276,  
 298, 299, 303, 335

Комарик просяной 100  
 — пшеничный 228, 316, 363  
 Комары 15, 41, 42, 52, 67, 73,  
 74, 100, 107, 129, 166,  
 179, 185, 186, 187, 207,  
 219, 254, 262, 264, 265,  
 266, 296, 305, 306, 308,  
 309, 340, 341, 342, 343,  
 344—346, 348, 351, 352,  
 353, 364, 365, 368

Комары дергунчики 341, 342,  
 343, 349  
 — кровососущие 159, 200  
 — малярийные 139, 184,  
 351, 354, 374

Копр гигантский (большой)  
 208, 322  
 — священный 208

Короеды 59, 67, 73, 98, 99,  
 159, 197, 210, 230, 231,  
 232, 281, 336

Крапивница 85, 96, 179, 202,  
 368

Ктыри 222, 272, 273, 294, 295  
 Кузнечик бледнолобый 211,  
 273

— длиннохвостый 211, 273  
 Кузнечики 52, 75, 233, 293,  
 309, 311

## Л

Лазинус желтый 282

— черный 282

Листовертка виноградная 142,  
 159, 161

— еловая 120

— зеленая дубовая 249, 277

Листовертки 237, 249

Листовидка 290

Листоед ивовый 243

— рапсовый 235

— тополевы 235, 243

Листоеды 66, 72, 93, 95, 99,  
 216, 235, 249, 303, 311,  
 312, 341

Ложнощитовка акациевая 157

Ложнощитовки 95, 97

Лубоеды 73

## М

Майка красноногая 151, 152  
 Майки 71, 118, 232, 259, 262,  
 284, 285, 325, 358

Медведицы 185, 186

Медведки 75, 131, 158, 311,  
 318, 322, 323, 335

Медяница грушевая 210

— яблоневая 241

Медяницы 258

Меромиза 141

Мертвоеды 59, 84, 202

Мешечники 101, 184, 301

Могильщики 59

Моли 253

Моль амбарная 183

— бобовая выемчатая 236

— зерновая 166, 286

— капустная 21, 66, 151,  
 186, 208, 210, 234, 300,  
 363, 368

— кружковая 141, 236

— мальвовая 27, 189, 214

— минирующая 210, 213

— платяная 21, 117, 140,  
 155, 202, 205, 206, 264,  
 365, 367

— плодовая 236

— чехликовая 66, 99, 230,  
 236, 372

— чехликовая люцерновая

66

— хлопковая 193, 209

— юкковая 252, 253

— яблоневая 84, 85, 142,  
 227—229, 236, 280, 301,  
 304

Монашенка 197, 260, 386

Москиты 41, 179, 200, 262,  
 264, 266, 305, 308

Мотылек кукурузный (стебле-

вой) 67, 150, 214, 228,  
 231, 265, 366

— луговой 27, 32, 41, 115,  
 128, 139, 141, 156, 194,  
 403

— свекловичный туркестан-

ский 236

Мошки 200, 207, 264, 343, 351

Мукоед суринский 365

Муравей амазонка 279

— лесной бурый 282

Муравей лесной рыжий 159

— тонкоголовый 282

Муравьи 20, 37, 63, 73, 82,  
 85, 96, 209, 236, 253, 255,  
 257, 265, 273, 278, 282,  
 283, 285, 293, 299, 307,  
 311, 337, 359, 367, 368

Муравьи странствующие 90

Муравьиные львы 220, 272,  
 273, 289, 300, 302, 311,  
 316

Мутиллиды 260

Муха базарная 367

— гессенская 261, 362

Муха дынная минирующая 280

— капустная 186

— комнатная (домашняя)

15, 140, 151, 186, 241,  
 255, 367, 368, 369, 370,  
 375, 377, 398, 399

Муха маслянная 130

— минирующая 72

— мясная 112, 208, 328

— мясная серая 260

— — синяя 112, 117, 186,  
 208, 217, 328

— падальная 260

— ростковая 330

— свекловичная 94, 186,  
 189, 236, 268

— средиземноморская пло-

довая 151

— шведская 15, 123, 141,  
 247, 360, 362, 363

— це-це 264, 308

Мухи 19, 48, 59, 71, 72, 117,  
 143, 218, 254, 259, 261,  
 307, 322, 324, 333, 376

— жуужала 267

— журчалки 78, 79

— злаковые 361

— львинки 343

— мясные 84, 213

— пестрокрылки 72, 95

— сирфиды 194

— тахины 101, 183, 267,  
 270, 271, 297

Мушка бона 98

— плодовая 95, 123, 405

— прибрежная 227

— просяная 227

Мушки береговушки 342, 343,  
 344

## Н

- Навозники 71, 72, 208, 320, 322, 325, 329, 332, 341, 350, 385  
 Наездник Симонова 267  
 Наездники 75, 100, 117, 135, 210, 262, 263, 270, 286, 289, 300, 304, 312, 370, 374, 389, 398, 399  
 Нарывники 66, 118, 267, 292, 298, 325  
 Насекомые высшие 218, 310  
 — низшие 218, 310, 321  
 Ногохвост ильмовый 112, 290  
 Ногохвостки 154, 167, 258, 310, 313, 321, 325, 338, 341, 347, 359

## О

- Оводы 101  
 Огневка акациевая 248  
 — бобовая 300  
 — восковая 205  
 — зерновая 394, 395  
 — маслиная 51  
 — мельничная 59, 128, 133, 134, 155, 163, 166, 264, 268, 368  
 — однопятнистая рисовая 53, 210, 361  
 — подсолнечная 160, 246, 334  
 — сафлорная 100, 160  
 — шишковая 119  
 — южная амбарная 56, 264  
 Огневки 334, 347  
 — пырейные 362  
 — рисовые 228, 231  
 Орехотворки 239  
 Осы 78, 85, 155, 208, 221, 254, 274, 291, 292, 298, 312, 367, 405  
 — одиночные 263, 270, 275

## П

- Палочник 295  
 Перепончатокрылые 73, 77, 221, 252, 261, 262, 267, 296, 311, 312, 341, 342  
 — жалящие 78  
 Перепончатокрылые паразити-

ческие 186, 206, 207, 271, 346

- Петрушечница 290  
 Пилильщик рапсовый 201, 203, 204  
 — хлебный 72, 131, 160, 231, 336, 362, 363  
 Пилильщики 99, 104, 270, 239, 299, 312, 320, 403  
 Плодожорка восточная 187, 192, 230, 366, 374  
 — ореховая 230  
 — сливяная 230  
 — яблочная 53, 129, 132, 168, 170, 230, 363, 372, 375, 376  
 Плоскотелки 59  
 Поденки 73, 82, 185, 265, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 349, 350, 351, 352, 354  
 Подура 43  
 Полужесткокрылые 240, 286  
 Проволочники 149, 358  
 Прус(ик) 46, 47, 66, 67, 211, 234, 266, 363  
 — богарный 88, 119, 193  
 Прямокрылые 142, 143, 233, 274  
 Псиллиды 283, 285, 336  
 Пухоеды 42, 101, 103, 261, 262, 263, 276, 286, 368  
 Пчела домашняя (мелодон-ная) 37, 75, 79, 86, 114, 155, 205, 206, 209, 252, 264, 265, 370, 371, 372, 405  
 Пчелиные 251, 254, 311  
 Пчелы 71, 73, 78, 85, 117, 221, 222, 234, 251, 259, 262, 268, 284, 285, 298  
 — блестянки 260, 285  
 — дикие 152, 252, 362, 371  
 — кукушки 260  
 — одиночные 267, 358  
 Пыльцееды 57, 315, 318, 321, 323, 332  
 Пьявица 235  
 Пяденица абрикосовая 160  
 — березовая 377  
 — зимняя 206  
 — сосновая 381  
 — тутовая 160, 227  
 — шишковая 119  
 Пяденицы 99, 290, 294, 295, 312 \*

## Р

- Рогохвосты 75  
 Ручейники 301, 340, 341, 342, 344, 345, 346, 349, 353—355

## С

- Саранча 85, 129, 144  
 — азиатская 21, 32, 41, 75, 88, 91, 114, 119, 131—132, 139, 152, 211, 228, 229, 256, 364  
 — восточная перелетная 106, 228  
 — краснокрылая африкан-ская 88  
 — мароккская 20, 88, 90, 174, 175, 176  
 — пустынная 143, 166, 194, 195, 196, 197  
 — чернополосая 140  
 Саранчовые 20, 43, 52, 71, 76, 79, 88, 99, 118, 140, 144, 159, 163, 197, 210, 220, 222, 233, 241, 242, 264, 266, 267, 273, 274, 294, 311, 335, 361, 391  
 — нестатные 364  
 — статные 37, 84, 88, 90, 107  
 Сверчки 94, 233, 239, 311  
 Семеед люцерновый 363  
 Сетчатокрылые 311, 325, 346  
 Симферобиус 108  
 Скарабей священный 322  
 Сколии 298  
 Скорпионницы 272  
 Слепни 15, 200, 218, 219, 221, 262, 305, 345, 349, 369  
 Слоник абрикосовый 67  
 — беложаемчатый 366  
 — большой сосновый 119  
 — вишневый 230  
 — водяной 347  
 — всходовый люцерновый 66, 359  
 — злаковый 151  
 — листовой люцерновый 43, 46, 47, 100, 123, 129, 130, 141, 151, 152, 162, 169, 184, 210, 228, 241, 261, 274, 275, 303, 361, 389, 390

- Слоник рисовый водяной 210  
 — сафлорный 231  
 Слонники 82, 303, 363  
 — клубеньковые 230  
 — сафлорные 72  
 Совка беленная 72, 227  
 — восклицательная 87, 287, 290, 312  
 — капустная 270  
 — луговая 50, 207, 228  
 — люцерновая 66  
 — озимая 27, 32, 87, 103, 115, 142, 146, 167, 201, 203, 204, 210, 247, 287, 290, 312, 320  
 — серая зерновая 359  
 — сосновая 381  
 — табачная 312  
 — урюковая 67, 234  
 — хлопковая 14, 21, 32, 54, 114, 190, 191, 203, 208, 214, 230, 231, 240  
 — южная стеблевая 362  
 Совки 99, 183, 208, 211, 232, 312, 333  
 — подрывающие 335  
 Стекланница тополевая 180, 181  
 Стекланницы 100, 231, 239, 291  
 Стеторус 25, 26  
 Стрекозы 41, 42, 52, 67, 82, 107, 166, 219, 222, 265, 272, 294, 295, 340, 341, 344—347, 349—351, 354, 364  
 Стрельчатка 115  
 — шавелевая 168, 169, 216, 217  
 Сфегиды 208  
 Сфекс лангедокский 22  
 Схистоцерка 88, 168

## Т

- Таракан египетский 72  
 — рыжий 367  
 — черный 112, 163, 254, 298, 367, 370  
 Тараканы 20, 184, 264, 330, 369

Ташины 101, 270, 271, 297  
 Термит туркестанский 159, 166  
 Термиты 63, 85, 159, 209, 255,  
 258, 284, 311, 314, 337,  
 358  
 Тли 26, 48, 59, 82, 85, 97, 130,  
 142, 154, 158, 184, 191—  
 193, 203, 205, 206, 210,  
 212, 219, 230, 232, 237,  
 238, 240, 254, 257, 272,  
 274, 276, 277, 283, 285,  
 288, 289, 299, 303, 307, 309,  
 320, 376  
 Тли злаковые 358  
 — корневые 311  
 — хлопковые 358, 363  
 Тля акациевая 129, 162, 202  
 — бахчевая 103  
 — бересклетово-кукуруз-  
 ная 86.  
 — бобовая 205, 227, 258  
 — большая персиковая 231  
 — бородавчатая 47, 358  
 — злаковая 141, 193  
 — капустная 15, 66, 158,  
 210, 363  
 — кровяная яблоневая 25,  
 56, 152, 158, 161, 210, 238,  
 270, 299, 365, 367, 371, 384  
 — кувшинковая 364  
 — листовая яблоневая 162  
 — люцерновая 47, 48  
 — ореховая 40  
 — свекловичная 205, 227  
 — сложноцветная 193  
 — урюковая 158, 363  
 — хлопковая 54, 129, 151,  
 161, 163, 202, 228, 229,  
 240, 363  
 — ячменная 237  
 Толстоножка бескрылая 53  
 — галловая 238  
 Толстоножки 336, 358  
 Точильщик хлебный 365  
 Трипс одуванчиковый 172, 175,  
 239  
 — пшеничный 66, 332, 358,  
 359, 363  
 — табачный 99, 103, 229, 236,  
 240  
 — фрица 239  
 Трипсы 72, 76, 239, 312  
 Трихограмма 371, 395

## У

Усачи 59, 73, 160, 213, 230—232,  
 311, 332, 333  
 Уховертки 273, 289, 309, 330  
 Уховертка Федченко 211

## Ф

Филлоксера 99, 105, 162, 202,  
 210, 365

## Х

Халыциды 252, 301, 304  
 Хермесы 95  
 Хохлатки 302  
 Хрущ майский 179  
 — восточный 216  
 — июньский 328, 359  
 — мартовский 179, 206  
 — мраморный 119, 179, 180,  
 315  
 Хрущак мучной большой 37,  
 112, 117, 124, 137, 138,  
 155, 264, 273, 320, 365  
 — булавоусый 59  
 — каштановый 59  
 — малый 142, 149, 273, 396,  
 405  
 — рогатый 282  
 Хрущи 99, 158, 230, 312, 315,  
 318, 320, 322, 325, 326,  
 328, 329, 332, 335

## Ц

Цикада хлопковая 184  
 Цикадки 186, 376  
 — пенницы 158, 237, 300,  
 332, 333, 376  
 Цикады 219, 237, 239, 240, 311,  
 312  
 — хлопковые 239

## Ч

Червец виноградный 206  
 — желобчатый 56, 275, 367,  
 370, 371  
 — комстока 26, 55, 56, 98,  
 108, 207, 210, 255, 366, 370,  
 371, 374, 384

Червецы 258  
 — мучнистые 158, 206, 370,  
 384  
 Черви проволочные 275, 313,  
 316, 323, 324—332  
 Червь коробочный 212, 267, 271  
 — озимый 161, 207, 212, 261,  
 267  
 — розовый 68, 70, 105, 228,  
 230, 361, 365  
 — шелковичный 209, 211  
 Чернотелки 53, 71, 87, 93, 104,  
 113, 114, 119, 160, 166,  
 231, 298, 301, 311, 312,  
 314, 315, 318, 323, 333

## Ш

Шелкопряд дубовый 117, 130,  
 370  
 — китайский дубовый 180  
 — кольчатый 85, 112, 300  
 — непарный 43, 84, 130, 144,  
 159, 166, 184, 194, 201,  
 206, 215—217, 227, 235,  
 270—272, 275, 280, 366  
 — походный 99, 297  
 — сибирский 281, 370  
 — сосновый 43, 381  
 — тутовый 113, 180, 183,  
 188, 206, 215, 216, 264,  
 370

## А

Abrognathus Sem. et Medw.  
 37, 121, 208  
 Acanthoscelides obtectus Say  
 167, 200, 255  
 Acanthotermes turkestanicus  
 Jacobs. 159, 166, 209  
 Acherontia atropos L. 183, 197  
 Acmaeodera ballioni Gangl. 72,  
 227  
 Acrididae 99  
 Acridodea 52, 76, 118, 210, 220,  
 233, 241, 266, 267, 273,  
 274, 294, 311, 361

Шелкопряды 302  
 Шмели 251, 252, 265, 266, 294,  
 295  
 Шпанка красноголовая 46, 66,  
 118  
 Шпанки 267, 325

## Щ

Щелкун усачевидный 206, 332  
 Щелкуны 99, 158, 206, 231,  
 311, 314, 318, 322, 323,  
 327, 330—333, 335.  
 Щетинохвостки 310, 321, 328  
 Щитовка запятовидная 268  
 Щитовка калифорнийская 206,  
 301  
 — фиолетовая 161  
 Щитовки 97, 230

## Э

Эмбии 299, 330

## Я

Яйцееды 95, 203, 210, 267, 289,  
 301, 304, 362, 394, 395

Acronicta lutea var. leucoptera  
 Btl. 115  
 — rumicis L. 139, 169, 187,  
 189, 215, 216  
 Acyrthosiphon gossypii Mordv.  
 363  
 — onobrychis Fons. 309  
 Adelphocoris lineolatus Goeze  
 54, 151, 236, 299, 359  
 Adoretus vestitus Boh. 366  
 Aedes Mgn. 265, 348  
 — aegypti L. 264  
 — albopictus Skuse 264  
 — alectorovi Stack. 353  
 — caspius dorsalis Mgn. 129  
 — communis De Geer 128  
 — scutellaris Walk. 265

- Aegeriidae 100, 239, 291  
 Aelia furcula L. 98  
 — sibirica Reut. 359  
 Aeolestes sarta Sols. 232  
 Aeschna grandis L. 350  
 — sp. 265  
 — umbrosa Wlk. 180  
 Ageniaspis fuscicollis Dalm. 301, 304  
 Agrion virgo L. 265  
 Agriotes Esch. 325—328  
 — gurgistanus Fald. 314, 330, 332  
 — lineatus L. 326, 330  
 — metallicus Cand. 332  
 — nadari Buyss. 315  
 — obscurus L. 326, 330  
 — spurator L. 322, 330, 332  
 Agromyza lantanae Trogg. 50  
 Agrotinae 232, 311, 335  
 Agrotis exclamationis L. 87, 290, 312  
 — obesa Hb. 312  
 — segetum Schiff. 27, 32, 87, 103, 146, 161, 167, 201, 203, 204, 207, 210, 212, 247, 261, 267, 273, 290, 312, 320  
 — — var. glaucina Kozh. 115  
 — — var. pallida Stgr. 115  
 — ypsilon Rott. 144  
 Aiolopus tergestinus Charp. 47  
 Alabama argillacea Hbn. 89  
 Aleocharini 300  
 Alleculidae 57, 315, 318, 321  
 Alopia combustella H. S. 274  
 Amara Bon. 332  
 Amphimallon Berth. 329  
 — solstitialis L. 328, 332, 359  
 Anacamptis anthyllidella Hb. 236  
 Anaphes dytiscidarum Rim.-Kors. 341, 350  
 Anaticola anseris L. 368  
 — crassicornis Scop. 368  
 Anatoecus dentatus Scop. 368  
 Anax parthenope Selys 89  
 Andrena F. 267  
 Angitia rapae Meyer 300  
 Anisoplia Serv. 329, 361, 362  
 — austriaca Hbst. 332, 338  
 — segetum Hbst. 325  
 Anobiidae 73  
 Anomala errans F. 315  
 — euphorbiae Burm. 315  
 — orientalis Wth. 265  
 Anopheles Mgn. 15, 74, 264, 308, 342, 344, 348, 351, 374  
 — hyrcanus Pall. 139  
 — maculipennis L. 184, 187, 344, 345, 352  
 — — messeae Fall. 187  
 — — sacharovi Favre 375  
 Anoplura 101  
 Antheraea pernyi Guer. 130, 180, 370  
 Anthonomus Germ. 324  
 — grandis Boh. 106, 167, 307, 366  
 — — var. thurberiae Pierce 106  
 Anthrax jasykovi Param. 66  
 Anthribidae 247  
 Aonidiella aurantii Mask. 301  
 Apanteles fumiferanae Vier. 391  
 — glomeratus L. 186, 269, 300, 304  
 Aphaniptera 63, 103, 221, 261, 262, 263, 276, 286, 296, 308  
 Aphelinus mali Hald. 56, 210, 270, 371, 384  
 Aphidiidae 261, 267  
 Aphidodea 85, 142, 154, 184, 230, 237, 240, 254, 272, 289, 299, 303, 307, 309, 311, 376  
 Aphis evonymi F. 86  
 — fabae Scop. 205, 227, 256  
 — gossypii Glov. 54, 103, 129, 142, 151, 161, 163, 192, 202, 228, 229, 240, 358, 362, 363  
 — laburni. Kltnb. 129, 142, 162, 192, 202, 309, 363  
 — medicaginis Koch. 47, 358  
 — pumi De Geer 162  
 Aphitis mytilaspis L. 268  
 Aphodius fimetarius L. 320  
 — howitti Hope 385  
 Aphrophora permutata Uhler. 333  
 — spumaria L. 237  
 Apidae 78, 285  
 Apis mellifera L. 37, 75, 114, 155, 205, 206, 210, 252, 264, 266, 370  
 Apocheima cinerarius Ersch. 160, 227  
 Apodea 85, 218, 221, 222, 251, 254, 259, 285, 298, 311  
 Aporia crataegi L. 82, 84, 155, 236, 304  
 Apterygogenea 218, 310, 329, 330  
 Araschnia levana-prorsa L. 116, 191  
 Arctia caja L. 185  
 Artaxa 78  
 Arthrocnodax tetranynchi Kieff. 272, 289  
 Asecodes albitarsis Först. 263  
 Asilidae 222, 272, 273, 289, 294, 311  
 Athalia colibri Christ. 201, 203  
 Athous Esch. 327  
 — haemorrhoidalis F. 359  
 Atta sexdens rubropilosa 404, 405  
 Auchenorhyncha 237, 239, 376
- B**
- Bangasternus orientalis Cap. 72  
 Barathra brassicae L. 270  
 Bibio Geoffr. 337  
 — marci L. 320  
 Bibionidae 311  
 Biston betularia L. 377  
 — — L. f. carbonaria 377  
 — — L. f. typica 377  
 Blaps Fabr. 87, 301  
 — halophila Fisch. 333  
 — lethifera Marsh. 333  
 Blastophaga psenes L. 252  
 Blatta orientalis L. 112, 163, 254, 298, 367, 370  
 Blattodea 20, 264, 330  
 Blepharoceridae 340, 351  
 Bombicidae 302  
 Bombidae 252, 266, 294  
 Bombyliidae 267  
 Bombyx mori L. 180, 183, 188, 206, 209, 211, 265, 370  
 Bostrychidae 73  
 Bothynoderes foveicollis Gebl. 359  
 — punctiventris Germ. 203, 227, 241—242, 316, 362, 372
- C**
- Calandra granaria L. 59, 103, 146, 154, 156, 157, 167, 255, 365, 368, 374  
 — oryzae L. 59, 156, 157, 255  
 Caliroa cerasi L. 235  
 Calligrapha scalaris 95  
 Calliphora erythrocephala Mgn. 84, 112, 117, 186, 208, 217, 328  
 Calliphoridae 59, 307  
 Calliptamus Serv. 79  
 — italicus L. 66, 67, 211, 234, 266, 363  
 — turanicus Tarb. 88, 119, 193  
 Callipterus juglandis Frish. 40  
 Callistoma desertorum Lw. 66  
 Callosobruchus chinensis L. 395  
 Calosoma Web. 323  
 — sycophanta L. 272  
 Calymnia subtilis Stgr. 67, 234  
 Camnula pellucida Scudd. 140  
 Camptobrochis punctulatus Fall. 309



- Camptogramma bilineata* L. 294  
*Canidia exigua* Grav. 47, 50, 100, 210, 303, 389  
*Cantharididae* 298  
*Carabidae* 58, 71, 72, 76, 210, 219, 222, 272, 273, 275, 289, 298, 302, 311, 314, 319, 323, 325, 330, 333, 358, 368  
*Carabus* L. 79, 320, 323, 339  
— *clathratus* L. 53, 166  
*Caraprachus cinctus* Hal. 350  
— *reductus* 350  
*Carausius morosus* Br. 295  
*Cardiophorus* Esch. 322  
*Carpocapsa pomonella* L. 53, 129, 132, 170, 230, 363, 372, 375  
*Carpocoris fuscispinus* Boh. 98  
*Carposina sasakii* Mats. 230, 363  
*Catascopus* Kirby 330  
*Cecydomyidae* 312  
*Celerio livornica* Esp. 195  
*Cemiotoma laburnella* Staint. 213  
— *scitella* Zell. 141, 236  
*Cephus pygmaeus* L. 72, 131, 160, 231, 336, 362, 363  
*Cerambycidae* 59, 73, 156, 160, 230, 231, 311, 333  
*Ceratitis capitata* Wied. 151  
*Ceratodirus* Fisch. 37, 121, 208  
*Ceratophyllus tesquorum* Wagn. 305  
*Ceratopogonidae* 309  
*Cercopidae* 158, 300  
*Cerioides sartorum* Smirn. 78  
*Ceroglossus* 79  
*Cetoniini* 71, 312, 322, 329  
*Ceuthorrhynchus* Germ. 324  
— *assimilis* Payk. 131  
— *optator* Faust. 93  
*Chaetocnema* Steph. 235  
— *aridula* Gyll. 72, 358  
— *hortensis* Geoffr. 72, 358  
*Chalcidodea* 261, 262, 263, 267, 271, 304  
*Chaoborinae* 273, 345, 351  
*Chaoborus* Licht. 74, 352  
*Chermes lapponicus* Cholodk. 95  
— *strobilobius* Kalt. 95  
*Chilo simplex* Butler. 228, 231  
*Chilocorus cacti* L. 277  
*Chlaenius* Bon. 319, 330  
*Chloridea dipsacea* L. 66  
— *peltigera* Schiff. 227  
— *obsoleta* F. 14, 21, 32, 54, 114, 190, 191, 203, 208, 212, 214, 230, 240, 267, 271, 273  
*Chloropidae* 361  
*Choristoneura fumiferana* Clem. 120, 391, 400  
*Chorizagrotis auxiliaris* Grt. 129, 157  
*Chorthophaga viridifascia* De Geer. 144  
*Chorthophila florilega* Zett. 330  
*Chromoderus declivis* ol. 203  
*Chrysididae* 260, 285, 312  
*Chrysomelidae* 99, 249, 303, 311, 312, 341  
*Chrysopa* Leach. 98  
— *vulgaris* L. 374  
*Chrysopidae* 272, 300  
*Cicadatra ochreatea* Mel. 184, 239  
— *querula* Pall. 239  
*Cicadidae* 311, 312  
*Cicindela* L. 302  
— *cuprascens* Lec. 60  
— *formosa* var. *generosa* Dej. 60  
— *hirticollis* Say 60  
— *lepida* Dey. 60  
— *scutellaris* Say. 60  
— *sexguttata* Fab. 60  
*Cicindelidae* 53, 60, 159, 219, 272, 273, 289, 316  
*Cimex lectularius* L. 202, 221, 262, 286, 296  
*Cirphis unipuncta* Haworth. 50, 157, 207, 228  
*Cloeon dipterum* L. 349  
*Clon cerambycinus* Sem. 206  
*Clysia ambiguella* Hb. 142, 159, 161  
*Cnephalia hebes* Fall. 267  
*Coccinella quinquepunctata* L. 131  
— *sempunctata* L. 25, 43, 46, 48, 131, 203, 299  
*Coccinellidae* 155, 220, 272, 274, 276, 298  
*Coccodea* 85, 97, 101, 158, 164, 194, 206, 230, 232, 254, 258, 272, 274, 299, 309  
*Coenocrepis bothynoderi* Germ. 362  
*Coleophora cartilaginella* Christ. 66  
— *hemerobiola* Fil. 66, 99, 230, 236  
— sp. 272  
*Coleoptera* 83, 236, 239, 272, 314, 318, 319, 367, 376  
*Colias croceus* Fourc. 197  
— *palaeno* L. 53, 152  
*Collembola* 154, 258, 310, 313, 314, 319, 321, 341, 377  
*Comperiella bifasciata* How. 301  
*Conophyma* Zub. 335  
*Contarinia constricta* Condr. 300  
— *cuniculator* Condr. 300  
— *pseudotsugae* Condr. 300  
— *tritici* Kirby 363  
*Contrachelus nenupar* Hbst. 194  
*Coprini* 71, 72, 322, 329  
*Cordulia aenea* L. 265  
*Corethra* Mgn. 74  
*Corisella mercenaria* Say 341  
*Corixidae* 340  
*Cossidae* 231  
*Cossus cossus* L. 149, 231  
*Cotalpa lanigera* L. 158  
*Crambus jucundellus* H. S. 362  
— *luteellus* Schiff. 362  
*Crocothemis erythraea* Brullé 89  
*Cryophila* 273, 352  
— *lapponica* Mart. 74  
*Crypticus quisquilinus* L. 315  
*Cryptolaemus montrouzieri* Müls. 370  
*Cryptus inornatus* Pratt. 403  
*Ctenocephalides canis* Curt. 368  
— *felis* Bouché 368  
*Ctenophora angustipennis* Loew. 321  
*Culex* L. 264, 348  
— *pipiens* L. 186, 187, 308  
*Culicidae* 42, 67, 73, 100, 159, 166, 179, 185, 200, 207, 219, 254, 260–262, 266, 296, 305, 306, 308, 340, 341, 352, 364  
*Culiseta* Felt. 265  
*Curculionidae* 71, 82, 255, 303, 311, 314, 324, 333, 341  
*Cyllene robiniae* Först. 156, 157  
*Cymindis decora* F. W. 359  
*Cynegetis* Redt. 272  
*Cynipidae* 237, 239  
*Cytharea setosa* Par. 66

## D

- Dacus oleae* Rossi 130  
*Danaidae* 89  
*Daseochaeta alpium* Osb. 139, 162  
*Dasychira albodentata* Brem. 281  
— *pubibunda* L. 188  
*Decticus albifrons* F. 211, 273  
*Deltoccephalus collinus* Dahlb. 359  
— *striatus* L. 359  
*Dendroctonus micans* Kug. 159  
— *pseudotsugae* 281  
*Dendroides canadensis* 149  
*Dendrolasius fuliginosus* Latr. 243  
*Dendrolimus pini* L. 43, 381  
— *sibiricus* Tschw. 281, 370  
*Dermaptera* 273, 289, 309, 330  
*Dermestidae* 59, 253  
*Diaspidiotus perniciosus* Comst. 206  
*Dibrachys boucheanus* Ratz. 263  
*Dinocampus terminatus* Nees 46, 48  
*Diorictia abietella* Schiff. 119  
*Diphthera coenobita* Esp. 139  
*Diplura* 154, 310, 321  
*Diptera* 57, 58, 71, 72, 83, 218, 221, 222, 236, 254, 261, 262, 272, 309, 320, 321, 330, 376  
*Dixa* Mgn. 74  
*Doclostaurus kraussi nigrogenicularus* Tarb. 358  
— *maroccanus* Thnb. 21, 84, 88, 174, 256, 316, 358, 364, 387  
*Dolopius marginarius* L. 359  
*Dolycoris baccarum* L. 79  
— *penicillatus* Horv. 16, 42, 79, 83, 84, 98, 160  
*Dorilini* 90

*Drosophila melanogaster* L.  
117, 123, 404  
— *pseudoobscura* Poul. 95  
— *virilis* Sturt. 117

Dryopidae 341, 343, 346  
Dynastes gercales 281  
Dysaphis C. B. 192  
Dyschirius salinus Schaum. 71  
Dysdercus cingulatus F. 336  
Dytiscidae 74, 340  
Dytiscus L. 349  
— *marginalis* L. 75, 140,  
184, 265, 343

## E

*Echinocnemus bipunctatus* Roel.  
341

*Elater sanguinolentus* Schr.  
359

Elateridae 99, 158, 206, 231,  
275, 311, 313, 316, 318,  
322, 326, 330, 331, 358

Embiodea 299, 330

*Encarsia formosa* Gahan. 268,  
269

*Entomobrya quinquelineata* C.  
B. 359

*Entomoscelis adonidis* Pall. 235

*Ephemera* L. 345, 351  
— *vulgata* L. 265

Ephemeridae 353

Ephemeroptera 73, 82, 185, 340  
Ephestia kuehniella Zell. 59,  
128, 133, 134, 155, 163,  
166, 264, 268, 320, 368

Ephoronidae 353

*Ephydra macellaria* Egg. 227

Ephyridae 143, 342, 343

*Epicauta* Redt. 222, 267  
— *erythrocephala* Pall. 66,  
118

— sp. 325

*Epicometis* Burm. 79

— *turanica* Rtt. 329

*Epilachna* Redt. 272

— *chrysomelina* F. 83

*Epinephele jurtina* L. 250

*Epithrix* Foudr. 210

— *atropae* Foudr. 247

*Eriosoma* Leach. 97

— *lanigerum* Hausm. 26, 56,  
152, 158, 161, 210, 227,  
238, 270, 299, 365, 384  
— *lanuginosum* Hartig. 238  
— *patchiae* Börn. 238

*Eristalis tenax* L. 79

*Ernestia consobrina* Mgn. 101,  
183, 211, 270, 297

*Etiella zinckenella* Tr. 248, 300

*Euchorthippus pulvinatum* F.  
M. 359

*Eulecanium corni* Bché 95, 157

*Eumenes* Latr. 263

— *dimidiatipennis* Sauss. 208

— *maxillosus* De Geer 270,  
275

*Euphorocera claripennis* Macq.  
270

*Eupithecia abietaria* Goeze. 119

*Eurygaster integriceps* Put. 42,  
83, 98, 155, 160, 203, 215,  
227, 236, 267, 358

*Euscelis plebejus* Zett. 192

*Eutettix tenella* Baker. 240

*Euxoa nigricans* L. 359

Evaniidae 261, 262

*Exaereta* Hb. 302

— *ulmi* Schiff. 112, 290

## F

*Fannia canicularis* L. 367

— *scalaris* F. 367

*Forda* Heyd. 320

— *trivialis* Pass. 99, 230

*Formica cinerea* Mayr. 257

— *exsecta* Nyl. 282

— *fusca* L. 282

— *rufa* L. 159

— *rufibarbis* F. 279

— *sanguinea* Latr. 279

— *ulkei* Emery 145

Formicidae 37, 63, 73, 82, 85,  
236, 253, 255, 273, 278,  
285, 307, 311, 337, 359, 367

## G

*Galleria mellonella* L. 205

*Gastropacha quercifolia* L. 290,  
291

Gastrophilidae 16

*Gastrophilus* Leach. 262

*Gelechia maivella* Hb. 27, 189,  
214

Geometridae 99, 290, 295, 312

Gerridae 340, 350

*Glossina morsitans* Westw. 264,  
308

— *palpalis* Rob. 264, 308

*Glypta fumiferanae* Vier. 400

*Gnathocerus cornutus* F. 282

*Gnathosia modesta* Fald. 104

*Gomphus flavipes* Charp. 341,  
354

*Goniodes dissimilis* N. 368

— *meleagridis* L. 368

— *truncatus* Gb. 368

*Gracilaria syringella* F. 210

*Graellsia isabellae* Gr. 103

*Graphiphora triangulum* Hüfn.  
188

*Gryllodea* 233, 311

*Gryllotalpa* Latr. 75

— *gryllotalpa* L. 131

— sp. 310, 318, 322

— *unispina* Sauss. 158, 335

*Gymnopleurus* Illig. 208

Gyrinidae 341, 346, 350

## H

*Habrobracon juglandis* Say 114

— *simonovi* Kok. 267, 271

*Habrocytus cerealellae* Ashm.  
286

— *crassinervis* Thoms. 47,  
389

*Habrolepis rousi* Comp. 301

*Hadena sordida* Bkh. 359

*Haematopinus eurytenuis* Den-  
ny. 368

— *macrocephalus* Burm. 368

— *suis* L. 368

*Haemodipsus ventricosus* Denny.  
368

*Halesus interpunctatus* Zett.  
355

Halipidae 340

Halobatidae 344

*Halosalda lateralis* Fall. 71

*Haplothrips subtilissimus* Hal.  
66

— *tritici* Kurd. 66, 332, 358,  
359, 363

*Harmolita* Motsch. 73, 336

— *rossica* Rim. Kors. 238,  
358

*Harpalus* Latr. 319

Heleidae 261, 272, 341

Helodidae 342, 346, 352

*Helophorus* F. 343

— *micans* Fald. 232, 362

Hemiptera 83, 218, 221, 230,  
240, 272, 286, 297, 312,  
340, 376

*Heterobates dohrandii* Bianchi  
342

Hippoboscidae 286

*Hyppodamia convergens* Guer.  
83

*Hister bipustulatus* Schr. 359

Histeridae 59, 72, 217, 322

*Homalocoprissus tmolus* Fisch.  
208, 322

*Homoeosoma nebulosa* Hb. 160,  
246, 334

Homoptera 58, 218, 267

*Horistonotus* Cand. 322

*Hyalopterus arundinis* F. 42,  
158, 363

*Hyalorhysis* Sauss. 71

*Hydrellia* R. D. 236

— *griseola* Fall. 72

Hydrometridae 340, 350

*Hydronomus sinuaticollis* Fst.  
210, 341, 347

Hydrophilidae 340, 341, 346, 354

*Hylemyia brassicae* Bouché 186

Hylestinae 73

*Hylobius abietis* L. 119

Hymenoptera 58, 221, 252, 261,  
262, 267, 296

*Hyphantria cunea* Drury 365

Hypodermatidae 16

*Hyponomeuta malinellus* Zell.  
84—85, 142, 227, 229, 236,  
278, 301, 304

— *padellus* L. 236

## I

*Iceria purchasi* Masc. 56, 275,  
367, 370

Ichneumonidae 75, 261, 262,  
271, 285, 296, 312

*Iliobius fuliginosus* F. 265

Ipidae 59, 210, 230, 231, 232,  
336

Ipinæ 73  
 Ips sexdentatus Boern. 67  
 — typographus L. 59, 67, 98  
 Iridomyrmex 243  
 Isognathus Feld. 301  
 Isonychia ignota Walk. 347,  
 350  
 Isoptera 63, 85, 209, 255, 258,  
 310, 314, 337, 358  
 Isotoma viridis Bourl. 167, 325  
 Itonididae 72, 239

## J

Japigidae 330  
 Julodis variolaris Pall. 166

## K

Kirkaldyia deyrollei Vuill. 351

## L

Lachesiella un-sui Danks 255  
 Lachmea capreae L. 243  
 — suturalis Thoms 243  
 Lachnosterna sp. 158  
 Lachnus Burm. 97  
 Laemophloeus ferruginosus  
 Steph. 59  
 Laphygma exigua Hb. 27, 84,  
 201, 208, 234, 235, 362  
 Larinus syriacus Gyll. 72, 292  
 Larvivoridae 261, 262, 271,  
 296, 307, 312  
 Lasiocampa quercifolia L. 117  
 Lasioecanthia capucina Germ. 359  
 Lasiopsis caninus Zoubk. 315  
 Lasius alienus 405  
 — flavus De Geer. 282  
 — niger L. 282  
 Laspeyresia funebrana Tr. 230  
 — molesta Busck. 187, 192—  
 193, 230, 366, 370, 374  
 Lecanium robiniae Dougl. 95  
 — viridis Green. 241  
 Lema melanopus L. 235  
 Lepidocyrtus lanuginosus Gmel.  
 43  
 Lepidoptera 48, 99, 103, 179,  
 186, 205, 218, 219, 221,  
 233, 236, 252, 272, 274,  
 299, 309, 318, 376

Lepidosaphes ulmi L. 268  
 Lepisma saccharina L. 310, 328  
 Leptinotarsa decemlineata Say.  
 105, 145, 157, 158, 186,  
 187, 194, 365, 383  
 Leptothorax nylanderii Foer. 20  
 Lethrini 71  
 Lethrus Scop. 37, 121, 208  
 — apterus Laxm. 63  
 — sp. 219, 322, 358, 372  
 Leucoma salicis L. 162  
 Leucopis Mgn. 274, 289  
 — bona Rohd. 98, 374  
 Libellula depressa L. 341  
 Limneria fuscicollis Thms. 300  
 Limnophilus Burm. 344  
 Limoniidae 353  
 Limonius Esch. 316  
 Linognathus stenopsis Denny.  
 368  
 — vituli L. 368  
 Lipeurus heterographus N. 368  
 Liponeura 343  
 Liriomyza pictella Thoms. 280  
 Liriope contaminata L. 344  
 Lochmaea capreae L. 93  
 Locusta migratoria L. 21, 33,  
 41, 75, 88, 114, 119, 132,  
 139, 152, 211, 228, 229,  
 256, 364  
 — — manilensis Meyen. 106,  
 228  
 Loxostege nudalis L. 236  
 — sticticalis L. 27, 33, 41,  
 115, 128, 139, 141, 156,  
 194, 403  
 Lucilia R. D. 213  
 — caesar L. 19, 260  
 — cericata Mgn. 84  
 Lycaena argus L. 257, 283  
 Lymanthia monacha L. 197,  
 260  
 Lytta menetriesi Fld. 229

## M

Machilis Latr. 310  
 Macrocentrus ancylovorus Rohw.  
 370, 374  
 Macropis Pz. 251

Macrosiphum solanifolii Ashm.  
 240  
 Macrothylacia rubi L. 149  
 Malachius F. 248  
 — bipustulatus L. 249  
 Malacosoma neustria L. 85, 112,  
 300  
 — pulviale Dyar. 280  
 Mallophaga 42, 101, 103, 261—  
 263, 276, 286  
 Mamestrini 101  
 Mantis religiosa L. 289, 335  
 Mantodea 184, 222, 272, 289, 294,  
 295, 302  
 Margaropus annulatus Say. 133  
 Mayetiola destructor Say. 261,  
 362  
 Mecoptera 272  
 Megachile Latr. 234  
 Megaloptera 340, 346  
 Megalosoma elephans 281  
 Megastigmus spermotrophus  
 Wachtl. 366  
 Melanoplus Stal. 79, 264  
 — atlantis Rly. 129  
 — mexicanus Sauss. 117, 129,  
 144  
 — spretus Walsh. 197  
 Melanotus Esch. 323  
 — avitus Cand. 315, 332  
 — communis Gyll. 149, 331  
 Melasoma populi L. 235, 243,  
 336  
 Melecta Latr. 260  
 Meloe L. 71, 118, 222, 232, 259  
 — sp. 262, 284, 325  
 — xanthomelas Sols. 151, 358  
 Meloidae 222, 298  
 Melolontha F. 329  
 — afflicta Ball. 179, 206  
 — hippocastani F. 216  
 — melolontha L. 179  
 Melolonthinae 99, 158, 230, 312,  
 318, 322, 326, 335  
 Melusinidae 340  
 Membracidae 158  
 Meromyza saltatrix L. 141  
 Mesogroicus petraeus Faust. 231  
 Mesovelia thermalis Horv.  
 343  
 Meteorus versicolor Wesm. 270  
 Microbracon hebetor Say. 268  
 Microgaster nemorum Htg. 135  
 Microlestes Schm. 332

Microphanurus semistriatus  
 Nees. 98  
 — vasilievi Nees. 98  
 Miridae 308  
 Mochlonyx Lw. 352  
 Molannidae 345  
 Mononychidae 340  
 Mormoniella vitripennis Wlk.  
 398, 399  
 Murgantia histrionica Hahn 193  
 Musca domestica L. 15, 140,  
 151, 186, 241, 255, 367,  
 369, 370, 398  
 — — vicina Macq. 367, 369,  
 377  
 — — sorbens Wied. 368  
 Muscidae 59, 71, 259, 307,  
 312, 323, 324  
 Muscina pascuorum Mgn. 260  
 — stabulans Fln. 260  
 Mutillidae 260, 285  
 Mylois cinctipalpella Christoph.  
 100  
 Mylabris Fbr. 118, 222, 267,  
 292  
 — frolovi Germ. 66  
 — quadrupunctata L. 66  
 — sp. 325  
 Myrmeleon L. 220  
 Myrmeleonidae 272, 273, 289,  
 300, 302, 311, 316  
 Myrmica L. 96  
 Myzodes persicae Sulz. 227, 240

## N

Naucoridae 340  
 Naucoris L. 289  
 Necrophorus F. 59, 84  
 Nematostoma Scop. 320  
 Nemeritis canescens Grav. 268  
 Nemuridae 353  
 Neodiprion lecontei Fisch. 402  
 — sertifer Geoffr. 402  
 Neomyzus circumflexus Buckt.  
 26, 94, 95  
 Neopsylla setosa Wagn. 305  
 Neosciaria Pett. 337  
 — modesta Staeg. 337  
 Neoterms tectonae 405  
 Nephrotettix cinctipes Uhler. 186,  
 191  
 Nepidae 340, 347, 351  
 Nepticula freyella Heyd. 72

Nerius fuscus 281  
 Neureclipsis bimaculata Mc  
 Lach. 353  
 Neuroptera 272, 325  
 Nezara viridula L. 240  
 Nitidulidae 323  
 Noctuidae 99, 183, 208, 312,  
 333  
 Nomada F. 260, 285  
 Nomadacris septemfasciata Serv.  
 88  
 Notodontidae 297  
 Notonecta L. 350  
 — glauca L. 75  
 Notonectidae 340  
 Nygmia phaeorrhoea L. 51, 144,  
 145, 162, 180, 205, 241,  
 270, 275, 277, 297  
 Nymphalidae 89  
 Nymphula Schrk. 347

# O

Odonata 42, 52, 67, 82, 166,  
 219, 222, 272, 340, 364  
 Odynerus Latr. 78, 208, 263  
 Oecanthus nivicus De Geer 94  
 — pellucens Scop. 239  
 — turanicus Uv. 239  
 Oecophila smaragdina Fabr.  
 237  
 Oedaleus decorus Germ. 140  
 Oestridae 16, 67, 101, 261  
 Omophlus pilicollis Mén. 315  
 — proteus Kirsch. 315, 332  
 Onychiuridae 321  
 Operophtera brumata L. 206  
 Ophthalmus 78, 298  
 Opius fulvicollis Thoms. 268  
 Oratocelis communimacula Hb.  
 274  
 Oreasobia fedtschenkoi Sauss.  
 211, 273  
 Orectochilus villosus Müll. 343  
 Orgyia antiqua L. 162  
 — ericae Germ. 162  
 — gonostigma F. 162  
 Oria muscosa Hb. 362  
 Orthopodomyia sp. 353  
 Orthoptera 142, 233, 274  
 Oryctes nasicornis L. 325  
 — rhinoceros L. 366  
 — sp. 194

Oryzaephilus surinamensis L.  
 365  
 Oscinosoma frit L. 15, 123, 141,  
 247, 361, 362, 363  
 Oxycarenus hyalinipennis Costa  
 164  
 Oxycetonia 79  
 Oxythreia cinctella Schaum.  
 329

# P

Pachyneuron syrphi Asm. 47  
 Paederus fuscipes Curt. 299  
 Palingenia Burm. 345, 351  
 Palingeniidae 353  
 Panolis flammea Schiff. 381  
 Pantomorus leucoloma Boh. 366  
 Papilio machaon L. 249  
 Papilionidae 248, 249, 297  
 Parasita 221, 254, 261, 262,  
 263, 276, 286, 308, 369  
 Parlatoria oleae Colv. 161  
 Parnassius Latr. 195, 335  
 Passalus cornutus Fab. 182  
 Pectinophora gossypiella Saund.  
 64, 68, 70, 105, 193, 209,  
 228, 230, 361, 365  
 Pediculus sapitis De Geer. 103,  
 368  
 — humanus corporis De  
 Geer. 200  
 — vestimenti Nitz. 103, 140,  
 369  
 Pegomyia hyoscyami Panz. 94,  
 186, 189, 236, 245, 268  
 Pelagonidae 340  
 Pemphigus Hartig 210, 238  
 Pentatomidae 98, 210  
 Pentodon idiota Hbst. 325, 332  
 Pericoma Wlk. 343  
 Perieges bsdus. Bohem. 151  
 Perlodes Banks. 353  
 Peronea fimbriana Thnb.—lum-  
 bricina Mgn. 191, 192  
 Perrisia tau-saghyzae Dombr.  
 255  
 Pezotmethis Uv. 71  
 Phaenops cyanea F. 180  
 Phalacridae 323  
 Phanurus politus Mayr. 98  
 Phasiidae 261, 262, 271, 312  
 Phasmodea 303  
 Pheidole Westw. 368

Philachyra Hal. 73  
 — aptera Portsch. 53  
 Phlebotomus Rd. 179, 200, 260,  
 262, 264, 266, 305, 308  
 — papatasi Scop. 200  
 Phoridae 261, 307  
 Phorocera silvestris R. D. 271  
 Phratra vitellina L. 245  
 Phyllium siccifolium L. 290  
 Phyllocteta vitellina L. 243  
 Phyllopertha horticola L. 320  
 Phyllophaga portoricensis Smith.  
 277  
 — sp. 157  
 — vandinei Smith. 277  
 Phyllostreta Foudr. 66, 235, 363  
 — vittula Redt. 359  
 Phylloxera vastatrix Planch. 99,  
 105, 162, 202, 210, 365  
 Phytomyza Flm. 236  
 Phytomomus Schonch. 300  
 — variabilis Hbst. 20, 43,  
 47, 50, 66, 100, 123, 129,  
 141, 151, 152, 162, 169,  
 184, 210, 228, 241, 261,  
 274, 275, 303, 305, 361,  
 389  
 Pieridae 89, 265  
 Pieris L. 194, 250  
 — brassicae L. 83, 187, 188,  
 208, 210, 215, 234, 269,  
 304, 320, 361  
 — napi L. 269  
 — rapae L. 87, 208, 210,  
 269, 300, 320  
 Piesma quadratum Fieb. 141,  
 162  
 Pissodes hercyniae Hbst. 98  
 Pityophthorus micrographus Egg.  
 59, 99  
 — trögardhi Spess. 59, 99  
 Platygaster Latr. 77, 289  
 Plecoptera 350  
 Pleidae 340  
 Pleonomus tereticollis Mén.  
 314, 318, 332  
 Plodia interpunctella Hb. 56,  
 264  
 Plutella maculipennis Curt. 21,  
 66, 151, 186, 208, 210, 234,  
 300, 363, 368  
 Poeciloscytus cognatus Fieb.  
 240

Polia Hb. 270  
 — pisi L. 101  
 Polychrosis botrana Schiff. 142  
 Polydrosis Germ. 233  
 Polyergus rufescens Latr. 279  
 Polygraphus polygraphus L. 59,  
 99  
 Poymitarcys Eat. 345  
 Polyommatus baeticus L. 89  
 Polyphaga aegyptiaca L. 72  
 Polyphylla Harr. 329  
 — alba Ball. 315  
 — fullo L. 315  
 — olivieri Cast. 119, 179  
 Pontania Costa 239  
 Popillia japonica Newm. 149,  
 180, 265, 328, 366, 371  
 Porthetria dispar L. 43, 84, 130,  
 144, 159, 162, 166, 194,  
 201, 215, 227, 235, 270,  
 271, 272, 275, 280, 366  
 Potosia agglomerata Sols. 329  
 — marginicollis Fall. 329  
 — metallica Hbst. 254  
 — turcestanica Kraatz. 329  
 Prays oleellus Fabr. 51  
 Prestwichia aquatica Lubb. 341  
 Prionus turcestanicus Sem. 332  
 Prodenia litoralis F. 139  
 Pronuba yuccasella Riley 252  
 Protoparce quinque maculatus,  
 Haw. 167  
 Protura 310, 321  
 Pseudaphicus malinus Gah. 56,  
 210, 370, 371, 384  
 Pseudococcinae 158, 206, 370, 384  
 Pseudococcus citri Risso 206  
 — comstocki Kuw. 26, 55, 56,  
 98, 108, 207, 210, 255,  
 366, 370, 374, 384  
 Pseudophonus Motsch. 332  
 — pubescens Müll. 119, 120,  
 121, 122  
 Pseudovespa rufa L. 250  
 Psophus stridulus L. 163  
 Psychidae 82, 101, 184, 301  
 Psylla isites Buckt. 336  
 — mali Schm. 241  
 — pyricola Först. 210  
 — rosae F. 105  
 Psyllidae 258  
 Pterocera armeniaca Djak. 160  
 Pterochloroides Mordv. 97  
 — persicae Chol. 232

- Pteromalus egregius* Först. 51  
 — puparum L. 186, 269  
*Pterostichus* Bon. 325  
 — madidus Sturm. 320  
*Pterygogenea* 218, 310  
*Ptychoptera* Mgn. 349  
*Pulex irritans* L. 368  
 — serraticeps Gerv. 202  
*Pyralidae* 334  
*Pyrameis cardui* L. 89, 107  
*Pyrausta nubilalis* Hb. 67, 89,  
 145, 147, 214, 228, 231,  
 265, 366  
*Pyrrhocoris apterus* L. 116
- R**
- Recurvaria nanella* Schiff. 236  
*Reduviidae* 272, 307  
*Reduvius personatus* L. 307  
*Rhagoletis pomonella* Walsch.  
 95  
*Rhodnius* 308  
 — prolixus Stal. 320  
*Rhopalosiphum nymphaeae* L.  
 205, 364  
*Rhynchites* Schneid. 240, 363  
 — auratus Scop. 230  
 — — s. sp. ferghanensis  
 Nevs. 67  
 — betulae L. 237  
*Rodolia cardinalis* Mülls. 56,  
 275, 371
- S**
- Sagrinae* 311  
*Saissetia oleae* Bern. 194  
*Sarcophaga* Mgn. 84  
 — carnaria L. 260  
*Sarcophagidae* 59, 72, 307  
*Sarothrips musculana* Ersch.  
 40, 230  
*Scaphytopius acutus* Say. 240  
*Scarabaeidae* 75, 311, 316, 321,  
 324, 333  
*Scarabaeus sacer* L. 208, 281,  
 322  
*Scatopse* Geoffr. 337  
*Sceliphron* Kl. 208, 263, 368  
 — destilatorium Ill. 307  
*Schistocerca gregaria* Försk.  
 88, 107, 143, 166, 168,  
 194, 195, 196
- Schoenobius incertellus* Walk.  
 53, 210, 228, 231, 361  
*Sciaria coprophila* Lint. 266  
*Scoliidae* 298  
*Scolothrips acariphagus* Yakh.  
 272  
*Scolytinae* 73, 240, 255  
*Scolytus mali* Becht. 232  
 — rugulosus Rat. 232, 336  
*Semiadalia undecimnotata*  
 Schneid. 42, 83, 123, 244,  
 299  
*Senotainia deserta* Rohd. 307  
*Serica brunnea* L. 328  
*Sericostomatidae* 345  
*Sesia aphormis* Cler. 180  
*Sesiidae* 231  
*Silpha* L. 59  
 — obscura L. 202  
*Simuliidae* 200, 207, 260, 343,  
 351  
*Simulium venustum* Say. 264  
*Siricidae* 75  
*Sitodiplosis mosellana* Gehin.  
 228, 316, 363  
*Sitona* Germ. 339, 361  
 — cylindricollis Fahr. 54, 66,  
 313, 359  
 — sp. 230, 312, 313  
*Sitotroga cerealella* Oliv. 166,  
 394  
*Slavum lentiscoides* Mordv. 238  
*Smerinthus ocellatus* L. 291,  
 294  
 — filiae L. 183  
*Sminthurus viridis* L. 310, 359  
*Solenopotes capillatus* Enderl.  
 368  
*Sphecodea* 311  
*Sphecodea vesparum* Cm. 47  
*Sphex occitanicus* Lep. 22  
*Sphingidae* 75, 89, 179, 222,  
 233, 254, 312, 333  
*Sphinx pinastri* L. 114  
*Sphodromantis viridis* Försk.  
 117  
*Spilosoma menthastris* Esp. 186  
*Staphylinidae* 72, 299, 309, 311,  
 314, 325, 332  
*Stegobium paniceum* L. 365  
*Stenocranus minutus* F. 188,  
 192
- Stenodiplosis panici* Rohd. 100,  
 227  
*Stenopelmus rufinus* Gyll.  
 366  
*Stephanitis oshanini* Vas. 236,  
 240  
 — pyri F. 99, 236, 240  
*Stephanoderes hampei* Ferr. 366  
*Stephanophorus* Gyll. 359  
*Stethorus punctillum* Wse. 25,  
 156, 275  
*Stibaropus* Dall. 75  
 — hohlbecki Kir. 75  
*Stilpnotia salicis* L. 300  
*Stomoxys* Geoffr. 260  
 — calcitrans L. 218, 367  
*Stratiomyidae* 311, 343  
*Strepsiptera* 101, 261, 267  
*Sturmia acutellata* R. D. 270  
*Stylops* Kirby. 267  
*Subcoccinella* Hüb. 272  
*Symbiomyrma* K. Arn. 96  
*Sympetrum fonscolombei* Selis.  
 89  
*Symphorobius amicus* Nav. 108  
*Syrphidae* 48, 78, 194, 274, 289  
*Syrphus corollae* F. 47
- T**
- Tabanidae* 200, 218, 219, 221,  
 260, 261, 262, 305, 311,  
 349, 369  
*Tachigalia* 85  
*Taeniopteryx* Pictet. 63, 353  
*Taeniothrips frici* Uzel. 239  
*Telea polyphemus* Cram. 154,  
 157  
*Telenomus sokolovi* Mayr. 98,  
 210  
*Tendipedidae* 52, 73, 166, 340,  
 341, 343, 346, 350, 353  
*Tendipes plumosus* L. 341, 344,  
 349, 350  
*Tenebrio molitor* L. 37, 112,  
 117, 124, 137, 155, 264,  
 320, 327, 365  
*Tenebrioides mauritanicus* L.  
 365  
*Tenebrionidae* 53, 71, 87, 114,  
 119, 160, 166, 230, 298,  
 311, 312, 314, 316, 318,  
 322, 323
- Tenthredinidae* 99, 104, 239,  
 270, 299, 312  
*Tentyria nomas* Pall. 93  
*Tettigonia caudata* Charp. 211,  
 273  
*Tettigoniidae* 52, 75, 233, 309,  
 311  
*Thaumetopoea processionea* L.  
 90, 297  
*Thea* Mülls. 272  
*Theretra alecto* L. 302  
*Therevidae* 311, 312, 322  
*Therioaphis ononidis* Kltnb.  
 47, 309, 358  
*Thrips imaginis* Bagn. 386  
 — tabaci Lind. 54, 99, 103,  
 229, 236, 240  
 — taraxaci Yakh. 172, 239  
*Thysanoptera* 72, 76, 239, 312  
*Thysanura* 303, 314, 321  
*Tinea granella* L. 183  
*Tineola biselliella* Hümm. 21,  
 117, 140, 155, 202, 205,  
 264, 365, 367  
*Tipula pallidosa* Mgn. 320, 330  
*Tipulidae* 303, 311, 321, 323,  
 324, 350  
*Tmetocera ocellana* F. 236  
*Tomocerus vulgaris* Tullb. 167  
*Tortricidae* 237, 249  
*Tortrix viridana* L. 197, 249, 277  
*Toxoptera graminum* Rond. 141,  
 193, 358  
*Trialeurodes vaporariorum*  
 Westw. 268  
*Triatoma* 307  
*Tribolium castaneum* Hbst. 59  
 — confusum Duv. 142, 149,  
 273, 395, 396, 405  
 — destructor Uytt. 32  
 — ferrugineum F. 59  
*Trichectes bovis* L. 368  
 — canis De Geer. 368  
 — caprae Gurl. 368  
 — ovis L. 368  
 — piosus N. 368  
 — subrostratus N. 368  
*Trichogramma evanescens*  
 Westw. 95, 210, 370, 371,  
 394, 395  
 — turkestanica Meyer. 103  
*Trichoptera* 301, 340  
*Trifidaphis* Guer. 320  
 — phaseoli Pass. 230

*Trigonotylus ruficornis* Geoffr. 359  
*Trogoderma granarium* Ev. 37  
 — *versicolor* Greutz. 282  
 — *tarsale* Melch. 203  
*Trypetidae* 72

## V

*Vanduzea vestita* 333  
*Vanessa* L. 194  
 — *antiopa* L. 157  
 — *levana* L. 117  
 — *prorsa* L. 117  
 — *urticae* L. 85, 96, 179, 202, 368  
 — — var. *ichnusa* Boh. 96  
*Vedalia cardinalis* Müls. 370, 384  
*Veliidae* 340, 343  
*Vespa orientalis* F. 47

*Vespidae* 78, 85, 155, 221, 254, 274, 292, 298, 312, 405

## X

*Xanthia fulvago* L. 205  
*Xenopsylla cheopsis* Rothsch. 164, 167  
*Xerophilaphis plotnikovi* Nevs. 142, 358  
 — *scorzineurae* Mordv. 333  
*Xylocopa* Latr. 73  
*Xylotrupes* Hope. 259

## Y

*Yezabura affinis* Mordv. 237

## Z

*Zabrus tenebrioides* Goeze 362  
*Zygobothria nidicola* Town. 270  
*Zygoptera* 347

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

### A

Аборигены 97  
 Автотомия 303  
 Автохтоны 97  
 Агрегации 85  
 Агробиоценоз 359  
 Аллотропные виды 254  
 Аллохтоны 97  
 Амины 297, 298  
 Анабиоз 148  
 Ангонектобионты 73  
 Анемотаксис 20, 194, 195  
 Ареал 67, 102—109, 152, 176, 357, 373, 389  
 — вида 81, 109, 172, 199  
 — вредности 103, 109, 152, 172, 176  
 — индивидуальный 101  
 — островной 105, 106  
 — потенциальный 107  
 — прерванный 104  
 — рода 109  
 — семейства 109  
 — сплошной 103  
 — узкий 102  
 — широкий 102, 103  
 Атмосфера 63  
 Атмосферное давление 178, 195, 196  
 Аутоэкология 6, 18  
 Аэрация 331, 336, 337, 338, 364

### Б

Бентос 73, 341—344, 346, 350, 353, 355  
 Бивольтинные насекомые 186  
 Биогенные стимуляторы 338

Е-470.—29

Биогеоценоз 29, 39  
 Биологические виды 81, 91, 95, 245  
 — расы 81, 93, 94, 104, 245, 374—377  
 Биологический нуль 124  
 Биоклимogramмы 174—176  
 Биосфера 64  
 Биотический барьер 283  
 — потенциал 35, 387  
 Биотоп 36, 38—41, 52, 53, 62, 74, 81, 83, 86, 89, 90, 93, 97—99, 100, 102, 109, 110, 121, 152, 204, 205, 224, 225, 256, 275, 277, 278, 306, 315, 360  
 Биотопы вторичные 40, 56, 57, 203, 299, 256, 306, 359  
 — первичные 40, 359, 361  
 Биохоры 62  
 Биоценозы 36, 38, 39, 46, 52, 57—58, 60—62, 89, 97, 102, 152, 161, 179, 196, 207, 212, 223, 225, 226, 241, 254, 256, 257, 278, 283, 315, 336, 346, 357, 359, 361, 365, 367, 371, 384  
 — вторичные 357, 361  
 — насыщенные 55  
 — ненасыщенные 55  
 Биоценология 6, 36  
 Биоциклы 62  
 Ботриобионты 71

### В

Ветер 111, 151, 193—195, 198, 255  
 Виды викарные 79

Виды мезофильные 74, 165, 166  
 — ксерофильные 74, 165, 166  
 — стенотермные 25, 149, 151, 153  
 — эврибионтные 204, 102, 103, 105, 151, 208, 262, 343, 373  
 — эвритермные 151, 153  
 — эврифотобионтные 25  
 Витрификация 150  
 Влажность 32, 111, 128, 142, 153—155, 159—163, 166—168, 172, 176, 178, 183, 191, 198, 223, 314, 317, 319, 325, 326, 328, 331—335, 386, 387, 401  
 — абсолютная 164  
 — относительная 164, 165, 167, 176, 198, 396  
 Вода свободная 144, 145, 147, 317  
 — связанная 144, 145, 147, 156, 317  
 Вредители вторичные 59  
 Всеядные насекомые 209

## Г

Галлы 72, 237—239, 253  
 — полые 237—239, 245  
 — сплошные 237—239  
 Галобионты 71  
 Генезис биотопов 60  
 — биоценозов 60, 61  
 Геобионты 71, 72, 74, 76  
 Географический ландшафт 38  
 — второго порядка 62  
 Географическое распространение 102, 150, 161, 168, 195, 200, 207, 226  
 Геотаксис 310, 332  
 Герпетобионты 72, 76  
 Гетерозис 25, 278  
 Гетероценные виды 42  
 Гигротаксис 20, 195, 326  
 Гигротермограммы 167, 168, 177  
 Гигрофильные виды 74, 165, 166  
 Гидробионты 73, 74, 340, 342, 345, 354, 355

Гидросфера 63  
 Гидротаксис 20, 310, 332  
 Гидротермический коэффициент 176, 177  
 Гипербола развития 125—128, 131, 132, 134, 137, 138  
 Гипопус 284  
 Гипотеза врожденного ограничения численности 388  
 — расселения вида (миграций) 385  
 Гнездилища 41, 132  
 Голоцен 28—31  
 Гомоценные виды 42, 66, 165  
 Говотофический цикл 200  
 Градации 11  
 — интрациклические 11, 12  
 — трансциклические 11—13  
 Гардология 11, 391  
 Градоцен 30, 31, 387  
 Гумификация почвы 337, 338  
 Густота населения 24, 52, 53, 101, 109, 224, 389

## Д

Дендробионты 73, 74  
 Дефицит насыщения парами 164—166, 176, 325, 326  
 Диапауза 117, 132, 156, 160, 163, 186, 187—189, 191, 192, 204, 209, 212, 217, 253, 269, 303, 304, 365, 375  
 — имагинальная 132  
 — факультативная 132  
 — эмбриональная 132  
 Диморфизм сезонный 116, 157  
 Дистропные насекомые 253, 254  
 Длительность развития 131, 133, 137  
 Доминирующие виды 36, 54, 55

## Е

Евтропные насекомые 254

## Ж

Жизненная форма 65, 69, 71, 73, 74, 76—78, 81, 110, 121, 143, 281, 340, 342

Жизненность 18, 25, 26, 55, 110, 138, 139, 142, 143, 152, 153, 163, 168, 203, 210, 214, 215, 226, 270—272, 276, 278, 344, 367, 372, 379, 384  
 Жизненные области 62

## З

Завершающая стадия развития биотопа 61  
 Заключительное сообщество видов 61  
 Закон минимума 34  
 Зона анабиоза 148  
 — жизни 62, 67  
 — кратковременных массовых размножений 172  
 — незначительного вреда 109  
 — неустойчивого 109  
 — постоянного 109, 172  
 — случайных всплесков массового размножения 172  
 Зоофаги 211  
 Зооценоз 39

## И

Изолинии 176, 177  
 Изопотиды 176  
 Изотермы 105, 152  
 Инбридинг 94  
 Индекс развития 135, 136  
 Инстинкт 21, 89  
 — миграции 89, 90  
 — стадности 88

## К

Каннибализм 87, 212, 273  
 Кастрация паразитическая 267  
 Касты 85  
 Климакс развития биотопа 61  
 Климат 58, 102, 105, 111, 118, 120, 143, 144, 150, 158, 159, 168, 175, 176, 178, 187, 196, 207, 315, 317, 318, 342, 345, 360, 364, 369, 388—390

Климатические периоды 178, 196, 197  
 Климограммы 168—169, 171—173, 174, 176  
 Коадаптации 283  
 Колонии 82, 85—87, 90, 237  
 Комменсализм 111, 257, 259, 261, 262, 284, 285, 306, 307  
 Конвергентные признаки 74  
 Конкуренция 87, 111, 112, 212, 224, 257, 279—283, 305, 306, 367, 371, 372, 374, 385, 393  
 Консорций 40  
 Копаразитизм 270  
 Копробионты 71, 72  
 Копрофаги 211, 329, 337, 364  
 Космополиты 103, 151, 365  
 Коэффициент вредности 228  
 — дыхательный 145, 215, 328  
 Критическая точка холода 124, 148  
 Ксилобионты 73, 74, 76  
 Кулиги 37, 90

## Л

Литосфера 63  
 Логистическая кривая 396, 403, 404, 405

## М

Максимум влияния внешних раздражений 28  
 Меланизм 377, 378  
 — индустриальный 377, 378  
 Местообитание вида 65, 81, 102  
 — особи 81, 101  
 — популяции 91, 102  
 Метод прямоугольника благоприятных условий 175  
 — Прохнова 134, 136, 137  
 Методы фенологические 10—11  
 Миграции 81, 88—90, 98, 107—109, 121, 191, 192, 194, 196, 205, 207, 332, 334, 336, 342, 367  
 Микробиотопы 62  
 Микробиоценозы 62

Микроклимат 18, 86, 110,  
111, 169, 198, 224, 337, 357,  
358, 360, 361

Микропопуляции 93

Мимикрия 78, 289—292, 294

— агрессивная 295

Минимум жизненных условий  
28

Мины 233

— верхнесторонние 233

— двухсторонние 233

— звездчатые 233

— змеевидные 233

— линейные 233

— нижнесторонние 233

— пятнообразные 233

— трубкообразные 233

Мирмекофилы 258

Мицетомы 255

Моновольтные насекомые  
186

Монофаги 204, 209, 210, 212,  
270, 361, 384

Морес 78

Морфо-экологические типы  
74, 76, 77

Мутуализм 257

## Н

Наездники 75, 100, 117, 135,  
210, 262, 263, 270, 286,  
289, 300, 301, 304, 312,  
374

«Нахлебничество» 259

Нейстон 341, 342, 347, 352,  
353

Некрофаги 211, 261, 307, 309,  
337, 338

## О

Облачность 106, 178, 195, 196

Окраска апосематическая 291

— криптическая 289

— покровительственная 285,  
289, 292—295, 301, 305,  
377, 378

— предостерегающая 378

— пугающая 289, 290, 291,  
292, 294, 302

Олигофаги 53, 209, 210, 212,  
218, 272, 277, 283, 361,  
373, 374, 384

Оптimum световой 184

— температурный 110, 138,  
139, 141—143

Опухоли раковые 238

Опылители 40, 223, 225, 227,  
250, 252—254

Осадки 111, 152, 154, 161,  
167—169, 172—177, 196,  
223, 315, 386, 387

Освещение 117, 353

## П

Паразитизм 111, 226, 257,  
259—261, 266, 267, 274,  
285, 290, 295, 296, 301,  
306—309, 346, 369, 393

— ложный 260, 261

— облигатный 261, 262

— случайный 260, 261

— факультативный 261, 266,  
307

Паразиты 30, 46, 86, 206, 224,  
249, 256, 260, 261, 268—  
272, 276, 280, 283, 285, 286,  
289, 290, 300—308, 334,  
342, 354, 358, 362, 367,  
368, 370, 371, 382—384,  
389—391, 393—395, 397—  
401, 403

— внутренние 262, 265

— временные 262, 289, 368

— второго порядка 263,  
264, 389

— наружные 262

— облигатные 260

— постоянные 263, 368

— стационарные 262—265

— третьего порядка 263

Перегрызание 232

Переохлаждение 147—149, 150

Перитрофическая оболочка  
244

Пессимум 28

Петробионты 71, 335

Питание возобновительное 82

— дополнительное 82

Пища 90, 111, 131, 139, 140, 155,  
156, 160, 178, 189—191,  
199—222, 224, 226, 245,  
260, 271, 272, 280, 281,  
283, 285, 307, 401

Пищевые среды 213, 214

— цепи 46, 48, 178, 225, 357

Планктон 73, 341, 342, 352

Планофилы 71, 72

Плотность популяции 24, 30,  
223, 224, 283, 379, 381—  
383, 385, 386, 388—391,  
393—397, 399, 400, 402,  
404, 405

Повреждение внутреннее 230

— дырчатое 232, 234, 235

— краевос 232, 234

— наружное 230

— окошчатое 232, 235

— сплошное 232, 234

Подгрызание 232

Поза угрожающая 301, 302

Поливольтные насекомые  
186

Полигамия 82

Полифаги 53, 209, 210, 212,  
218, 262, 272, 374, 384

Полиэмбриония 304

Популяции 23, 93—95, 101,  
102, 106, 108, 154, 159,  
179, 189, 190, 199, 223—  
225, 245, 256, 268, 278,  
280, 292, 341, 371, 375—  
377, 379—381, 388, 393,  
395—398, 400, 401, 403.

— географические 18, 23,  
90, 96

— сезонные 98

— экологические 18, 23, 81,  
90, 93, 94, 96

Порог критический световой  
186

— развития 124—129, 131,  
134, 136, 177, 269

Почва 159

Почвенные условия 111, 198

Правило Ван Гоффа 124, 133

— — — Аррениуса 124

— величины особей 51

— выбора хозяина 245

— пирамиды чисел 51, 263

— смены стадий 68, 77—78,  
207, 345

Предел развития 124, 131

Преферendum термический 110,  
120, 121, 122, 140

Преференты 36, 54

Прогрессивные виды 58

Псаммобонты 71

Псаммофилы 75, 76

Пульсации границ ареала 81,  
107, 108

## Р

«Рабовладельчество» 278

Реликты 102, 104

Ретрогрессивные виды 58

Рефлексы безусловные 18, 21

— условные 21

Ризобионты 71

## С

Санитарная роль насекомых  
338, 340, 355

Сапробионты 71, 72

Сапрофаги 211, 214, 307,  
309, 329, 330, 334, 337

Сверхпаразитизм 257, 263,  
390

Свет 111, 159, 178, 180, 182,  
183, 184, 185, 188, 189,  
190, 191, 192, 314, 345

— лунный 185

Симбиоз 111, 213, 224, 226,  
254, 257, 283, 306, 307

Симпедий 85, 280

Синантропные виды 255, 357,  
369, 372, 374

Синойкия 111, 257, 258, 259,  
284, 306, 307

Синузия 39

Синэкология 6, 36

Сирфетобионты 71, 72

Скелетирование 232, 235

Скелетирования 82, 83, 84, 85, 87,  
90, 101

Скорость развития 133, 134,  
135, 136, 137, 177

Скрытое тепло тела 148

Смена хозяев 308 309

Специфические виды 36, 53

Спячка 145, 163, 188, 212

— зимняя 118, 144, 145,  
209, 303, 304

— летняя 159, 160, 161, 209,  
303

Стада 82, 87, 88, 90



Стадии развития биотопов  
60, 61  
— биоценозов 60  
Стадийность развития 27, 29,  
97, 173  
Стан 82, 87, 88, 89  
Стации 41, 88, 102  
Стенобионтные виды 24, 66,  
101, 102, 140, 343  
Стеогигробионты 25, 165  
Стеокилобионты 353  
Стеофагия 212  
Стилопизация 267  
Стратобионты 72  
Субнектон 74, 341, 345, 347  
Сукцессии 36, 56, 57, 58, 62,  
89, 107, 196  
— экзогенные 58  
— эндогенные 58  
Сумма эффективных темпера-  
тур 125, 126, 127, 128,  
131, 132, 134, 151, 177  
Суперпаразитизм 270, 281  
Супранектон 74, 341, 345, 347,  
350, 352

## Т

Таксисы 20, 372  
— отрицательные 20  
— положительные 20  
Тамнобионты 73, 74, 76  
Танатоз 302  
Температура 32, 96, 107, 108,  
110—112, 115, 117—144,  
147, 150—154, 159, 160,  
163, 164, 166—169, 172—  
176, 178—180, 183, 188—  
189, 191—193, 196, 198, 204,  
210, 223, 224, 268, 269, 314,  
315, 317—320, 326, 327, 331,  
334, 335, 345, 386, 390,  
400, 401  
— критическая 148  
— тела 114—116, 120, 148,  
149  
— эффективная 125, 128  
Температурная нулевая точка  
124  
Теории абиотические 386  
— биотические 386  
— климатические 386, 387

Теория биотического потен-  
циала 387  
— биоценотическая 384  
— градоцена 387  
— емкости среды 385  
— паразитарная 384  
— перенаселения 384  
— синоптическая 387  
— сопротивления среды 387  
Тепловая постоянная 125,  
127, 128  
Теплообмен 110, 115  
Термитофилы 258  
Терморегуляция 110—112, 143  
Термотаксис 20, 140, 195  
Тип леса 38  
Типичные виды 53  
Тропосфера 63  
Трофические связи 199, 205,  
213

## У

Убиквисты 43, 103, 165, 343

## Ф

Фагоцитоз 243  
Фазы развития 27, 174  
Фактор голодный 28  
— единства 28  
Факторы абиотические 18, 31,  
49, 53, 56, 111, 223, 225,  
305, 340, 379, 387, 401  
— антропогенные (антропо-  
ческие) 18, 111, 383, 400  
— биотические 18, 31, 111,  
223—225, 205, 307, 340,  
379, 386, 387, 401  
— географические 110  
— местные 110  
— почвенные 310  
— среды 33, 195, 379—388,  
391—400, 402  
— эдафические 18, 310, 313  
Фауны 61, 62, 83, 110  
Физическая среда 111, 195,  
196, 223, 224, 354  
Фитоклимат 198  
Фитофаги 72, 211, 214, 217,  
226, 256, 257, 280, 308, 309,  
329, 330, 334  
Фитоценоз 39

Форезия 259, 260, 284, 306  
Фотопериодическая реакция  
178, 186—192, 204, 269  
Фототаксис 19, 179, 184  
Фотофилы 74, 179  
Фотофобы 74, 179

## Х

Хемотаксис 20, 195, 208, 244  
Хищничество 111, 226, 257,  
260, 272, 273, 285, 290, 295,  
301, 305—307, 309, 345,  
367, 393  
Хозяин (хозяева) 103, 206, 224,  
266—272, 280, 286, 293,  
300, 304, 305, 308, 394,  
395, 400, 403.  
— промежуточный 308  
Холодостойкость 110, 143—146,  
149, 163, 331  
Хортобионты 72—74  
Хроматаксис 295, 301

## Ц

Цепи питания 36, 44, 45, 46,  
77, 204, 225, 263  
Цепная линия 133, 134, 137  
Циклы питания 36, 47, 48,  
204

## Ч

Численность популяций 152,  
379—382, 386—388, 391,  
392, 395, 398—400, 404, 405  
Чистая линия 23

## Э

Эвригигробионты 25, 165, 166  
Эдафон 313  
Экологическая валентность 24,  
34, 52  
— ниша 55, 66, 67, 69, 77,  
81, 204, 281, 305, 345, 371  
— — занятия 68, 69  
— — пустая 68  
— — свободная 68, 69  
— — узкая 66, 67  
— — широкая 66, 67  
Экологическая пластичность  
18, 24, 101, 106, 108, 343  
Экологический викириат 65,  
79, 80  
— стандарт 18, 24, 107, 281,  
343  
Экосистема 31  
Экспоненциальная кривая Яни-  
ша 134, 135  
Эктобионты 72, 73  
Эктозоохория 255, 262  
Эктопаразиты 262, 286  
Эндемики 97, 102  
Эндобионты 72, 73  
Эндопаразиты 262, 264, 286,  
295, 296, 304  
Энтомофаги 55, 72, 257, 268,  
282, 371, 372, 374, 384,  
392  
Энтомофилия 223, 250, 251  
Энтомоценоз 39, 165  
Эпагоны 298  
Эпигеобионты 71, 74  
Эпикутикулы 158  
Эформанические признаки 13

## Я

Ярусность вертикальная 73,  
74, 81, 98, 99, 313, 314

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие . . . . .	3
<i>Общая часть</i>	
Глава 1. Предмет и методы экологии . . . . .	5
Содержание и задачи экологии. Связь экологии с другими биологическими дисциплинами и ее методы. Значение экологии насекомых для сельского и лесного хозяйства, ветеринарии и здравоохранения. . . . .	5
Глава 2. Основные понятия аутоэкологии насекомых . . . . .	18
Различные категории действия среды и ответные реакции насекомых. Географические и экологические популяции. Экологический стандарт и экологическая пластичность видов и жизнеспособность популяций. Комплексность влияния факторов среды. Факторы ведущие и второстепенные . . . . .	18
Глава 3. Основные понятия синэкологии насекомых . . . . .	36
Биотопы. Межвидовые территориальные группировки насекомых. Сезонные и суточные изменения структуры биоценозов. Стации. Цепи и циклы питания, связь между численностью популяций и числом видов в биоценозе. Специфические и доминирующие виды. Преференты. Сукцессии биоценозов и генезис биотопов. Подразделения биотопов и группировка их в более крупные территориальные объединения . . . . .	36
Глава 4. Экологические ниши и жизненные формы насекомых . . . . .	65
Экологические ниши и зональная смена стадий. Жизненные формы и их классификация. Морфоэкологические типы. Экологический вибриат . . . . .	65
Глава 5. Размещение и перемещение насекомых на территории. Формирование новых рас и видов . . . . .	81
Внутривидовые группировки и характерные черты размещения насекомых в потоках миграции за пределы биотопа и изменения межвидовых связей в биотопах. Влияние разобщения экологических популяций на биологические свойства видов. Биологические расы и виды и образование новых форм в системе насекомых. Вертикальная ярусность фаунистических комплексов. Индивидуальные, популяционные и видовые местообитания и ареалы видов. Зависимость ареалов паразитных видов от ареала их хозяев. Пульсации границ ареала . . . . .	81

Глава 6. Влияние температуры на насекомых . . . . .	110
Главнейшие факторы среды. Значение температуры среды в связи с пойкилотермностью насекомых и регуляция температуры их тела. Интенсивность теплообмена в зависимости от мускульной работы и морфо-физиологических особенностей. Влияние температуры на поведение, формирование жизненных форм и численность популяций. Температурный преферендум. Влияние температуры на быстроту онтогенеза, длительность имагинальной жизни, плодовитость и темпы яйцекладки, число личиночных возрастов. Температурный оптимум жизнеспособности популяций. Холодостойкость насекомых и физиологическая подготовка к зимней спячке. Влияние температуры на географическое распространение и зональные изменения численности насекомых. . . . .	110
Глава 7. Влияние на насекомых влажности и осадков . . . . .	154
Водный обмен со средой и содержание влаги в организме насекомых. Влияние влажности и осадков на перемещение, жизнедеятельность, численность популяций, на географическое и стациональное распределение видов. Зависимость влияния влажности от сопутствующей температуры. Группировки насекомых в зависимости от потребностей во влаге и способности к регуляции водного обмена. Совместное действие влажности (осадков) и температуры на насекомых . . . . .	154
Глава 8. Влияние на насекомых света и других абиотических факторов среды . . . . .	178
Влияние света на плодовитость, сроки развития и поведение насекомых. Неоднородность действия на насекомых световых лучей различного спектрального состава. Фотопериодическая реакция насекомых и ее зависимость от температуры, влажности среды и пищевого режима насекомых. Влияние ветра на расселение насекомых, питание и водный обмен со средой. Приспособительные к ветрам признаки строения и поведения насекомых. Реакции насекомых на изменение атмосферного давления и облачность. Комплексное влияние климата и экологическое значение климатических периодов. Микроклимат в жизни насекомых. Фитоклимат . . . . .	178
Глава 9. Пища как фактор среды и ее влияние на насекомых . . . . .	199
Влияние пищи на рост, развитие и выживаемость, жизнедеятельность, поведение насекомых и численность их популяций. Зависимость расселения насекомых и видовых ареалов от распределения кормовых ресурсов. Сезонная и возрастная смена пищевого режима. Классификация насекомых по характеру пищи. Пищевая специализация насекомых. Синхронность появления отдельных фаз вегетации растений и стадий развития насекомых. Географические изменения пищевого режима. Физиологические и структурные адаптации к характеру пищи . . . . .	199

**Глава 10. Особенности влияния биотических факторов. Экологические связи насекомых с растениями . . . . . 223**

Зависимость влияния биотических факторов от плотности популяций. Одностороннее приспособление насекомых к физической среде и двусторонние адаптации сочленов биоценозов. Связи насекомых с растениями. Вред, наносимый растениями насекомыми. Классификация повреждений растений. Перенос насекомыми возбудителей заболеваний растений и поражаемость насекомых грибными и бактериальными организмами. Насекомоядные растения. Защитные приспособления растений к повреждениям насекомыми и защитные реакции насекомых по отношению к патогенным растительным организмам. Приспособление насекомых к защитным реакциям растений. Опылительная роль насекомых и взаимные адаптации насекомых и растений, обеспечивающие энтомофилию. Взаимообусловленность эволюции насекомых и цветковых растений. Симбиоз. Роль насекомых в расселении растений и растений в расселении насекомых. Роль растений в качестве убежищ для насекомых. Взаимная зависимость численности насекомых и растений в биоценозе и распределение их популяций на территории биотопа . . . . . 223

**Глава 11. Экологические связи насекомых между собой и с другими животными . . . . . 257**

Мутуализм, симбиоз, комменсализм, паразитизм и сверхпаразитизм, хищничество, «рабовладельчество», «конкуренция». Адаптивные черты строения, физиологических процессов, поведения и развития, обеспечивающие совместное существование компонентов биоценоза. Происхождение различных сторон взаимоотношений насекомых между собой и с другими животными . . . . . 257

**Глава 12. Почвенные (эдафические) факторы среды насекомых 310**

Обилие и разнообразие насекомых, обитающих в почве. Приуроченность видов и межвидовых комплексов насекомых к характеру почв различных географических зон. Влияние на насекомых структуры, химизма, водного и воздушного режима почв и рельефа местности. Адаптивные особенности строения и поведения почвенных насекомых. Приспособления к жизни в почве физиологического порядка. Сопраженность гидро- и геотаксисов у почвенных насекомых. Косвенное влияние эдафических факторов на насекомых, не обитающих в почве. Роль насекомых в почвообразовательных процессах при их питании, передвижении и в результате отмирания. Санитарная роль почвенных насекомых . . . . . 310

**Глава 13. Особенности взаимоотношений насекомых с водной средой . . . . . 340**

Видовой состав обитающих в водной среде насекомых. Жизненные формы водных насекомых. Абиотические и биотические факторы водной среды и приспособления к ним на-

секомых. Санитарная роль водных насекомых. Насекомые как индикаторы радиоактивного загрязнения водоемов. . 340

**Глава 14. Влияние антропогенных факторов на насекомых . 357**

Перестройка природных биоценозов под влиянием человека. Формирование вторичных биоценозов. Изменение ареалов и численности насекомых под влиянием хозяйственной деятельности человека. Синантропные насекомые и их значение в жизни человека. Насекомые как переносчики эпидемических заболеваний. Борьба с вредными насекомыми и растительный карантин. Полезные насекомые, их охрана, интродукция, селекция и разведение. Приспособление насекомых к жизнедеятельности человека . . . . . 357

**Глава 15. Закономерности динамики численности популяций. Математическое моделирование популяций . . . . . 379**

Характер колебаний численности насекомых. Основные теории динамики численности. Видовая специфичность реакций организма насекомых на комплекс факторов внешней среды при различной плотности популяций. Принципы математического моделирования колебания численности популяций. Различные математические модели колебания численности популяций и возможность их использования для объяснения механизма колебаний. Идеалистические взгляды в области математического моделирования популяций и их критика . . . . . 379

**Литература . . . . . 406**

Указатель русских и латинских названий насекомых . . . . . 428

Предметный указатель . . . . . 449

**Яхонтов Владимир Владимирович**

**ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ**

Редактор *А. И. Воронцов*

Редактор издательства *В. С. Капышева*

Художественный редактор *Н. Л. Кузнецова*

Технический редактор *З. А. Абдулхакова*

Корректор *Н. Ф. Мистюкова*

---

Сдано в набор 6/XI-63 г. Подписано к печати 14/VIII-64 г.  
Бумага  $84 \times 108^{1/32}$ . 14,375 печ. л. 24,15 усл. печ. л. 24,91 уч.-изд. л.  
Тираж 5000 экз. Т — 11932. Изд. № Е-2. Заказ Е-470. Цена 90 коп.

---

Издательство «Высшая школа»,  
Москва, И—51, Неглинная ул., 29/14

Типография «Татполиграф» Управления по печати  
при Совете Министров ТАССР.

Казань, ул. Миславского, д. № 9.